



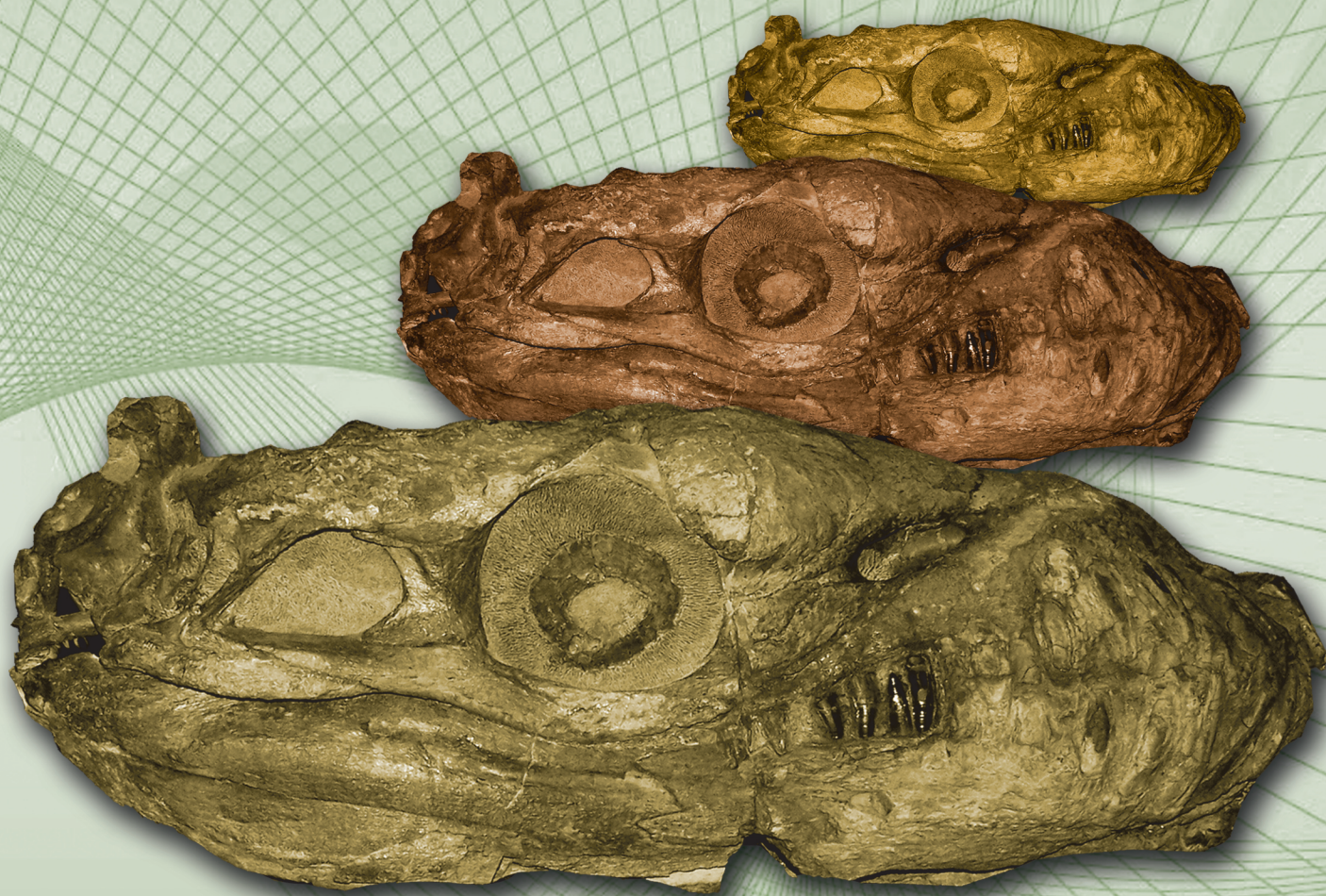
ISSN 2469-0228

**APA**  
Publicación Electrónica



## Reptiles extintos

*Volumen en homenaje a Zulma Gasparini*







ISSN 2469-0228

**APA**  
Publicación Electrónica  
www.peapaleontologica.org.ar

**Asociación Paleontológica Argentina**  
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires  
República Argentina  
Tel/Fax (54-11) 4326-7563  
www.apaleontologica.org.ar

La *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* (PE-APA) es una revista de libre acceso y sin costos de publicación. Publica trabajos científicos originales en español e inglés, con un amplio espectro dentro de la paleontología, así como también Volúmenes Temáticos dedicados al desarrollo de una temática particular, incluyendo la publicación de trabajos completos de eventos científicos (congresos, simposios, etc.).

The *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* (PE-APA) is an open access electronic journal. It publishes original scientific papers in Spanish and English, with a wide spectrum within paleontology, as well as Thematic Volumes devoted to the development of a particular subject, including the publication of the complete works of scientific meetings (congresses, symposia, etc.).

## COMISIÓN DIRECTIVA APA (2013-2015)

**Presidente:** Francisco J. Prevosti

**Vicepresidente:** Claudia Tambussi

**Secretario:** Josefina Bodnar

**Prosecretario:** Paula Bona

**Tesorero:** Juan Carlos Fernicola

**Protesorero:** Bárbara Cariglino

**Vocales titulares:**

Emilio Vaccari - Noelia Carmona - Claudio De Francesco

**Vocales suplentes:**

Ulyses Pardiñas - Juliana Sterli - Marcela Cichowolski

**Órgano de Fiscalización:**

**Titulares:** Laura Nicoli - Julia Brenda Desoja - Darío Lazo

**Suplente:** Mariano Bond

## COMITÉ EDITOR PE-APA

**Director**

M. Susana Bargo, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

**Director Alterno**

Ignacio Hernán Escapa, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina

**Cuerpo Editorial Científico**

José Luis Carballido, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina

Esperanza Cerdeño Serrano, IANIGLA-CONICET, Mendoza, Argentina

Gerardo De Iuliis, University of Toronto, Ontario, Canadá

Kleberson De Oliveira Porpino, Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, Mossoró, Brazil

Cecilia Marcela Deschamps, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

Tania Lindner Dutra, UNISINOS, São Leopoldo, Brazil

Javier Echevarría, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

Marta S. Fernández, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

Oscar Gallego, CECOAL-CONICET, Corrientes, Argentina

Marcelo Martínez, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina

Sergio Martínez, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

Claudia Montalvo, Universidad Nacional de La Pampa, Santa Rosa, Argentina

Luis Palazzesi, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Buenos Aires, Argentina

Ariana Paulina Carabajal, INIBIOMA-CONICET, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

Mauro Gabriel Passalia, INIBIOMA-CONICET, Bariloche, Argentina

María José Salas, CICTERRA-CONICET, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina

Leonardo Salgado, Universidad Nacional de Río Negro, Gral. Roca, Argentina

Franco M. Tortello, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

Sergio Fabián Vizcaíno, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

**Equipo Editorial de Producción**

Ana Paula Carignano, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

Lydia Calvo Marcilese, Y-TEC, YPF Tecnología S.A., Ensenada, Argentina

Laura Edith Cruz, Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Buenos Aires, Argentina

Yanina Herrera, Museo de La Plata, La Plata, Argentina

**Equipo Editorial de Gráfica**

Cecilia Apaldetti, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, UNSJ, San Juan, Argentina

DOI: 10.5710/PEAPA.21.12.2015.94

**FOTO DE LA PORTADA:** M. S. Fernández. Crocodiliforme marino Jurásico-Cretácico, *Dakosaurus andiniensis* Vignaud y Gasparini, 1996.



# PRÓLOGO

*"Un profesor trabaja para la eternidad:  
nadie puede decir dónde acaba su influencia"*

*Henry Brooks Adams*

Este volumen está dedicado a una de las profesionales más influyentes en la paleontología de vertebrados de América del Sur, la Dra. Zulma Brandoni de Gasparini. Zulma es una pionera en el estudio de las herpetofaunas marinas extintas y de los crocodiliformes de América del Sur. Su liderazgo en estos tópicos queda evidenciado en la autoría de más de un centenar de trabajos científicos, libros y artículos de divulgación. Ha sido distinguida por prestigiosas instituciones nacionales y extranjeras y se desempeñó como Presidente de la Asociación Paleontológica Argentina (1983–1985). Es miembro académico titular de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina), de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Argentina y miembro de la TWAS (*The World Academy of Sciences*). El aporte de Zulma a la paleontología de vertebrados de América del Sur trasciende a una fría enumeración de sus antecedentes académicos y se refleja cabalmente en la formación de recursos humanos. Dos generaciones de paleontólogos de vertebrados, y una tercera en ciernes, se han formado orientadas por sus consejos y directivas ya sea desde su posición como Profesora de Grado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina) o a través de la dirección becas, trabajos de tesis o dirección de postgrados. Su aporte a la formación de recursos humanos no se limitó a quienes tuvimos la suerte de ser dirigidos formalmente por ella sino que, desinteresadamente, ha brindado orientación y consejo a todos los jóvenes paleontólogos argentinos y extranjeros que se le acercaron. Es por todo esto que intentar cuantificar o cualificar el aporte de Zulma a la paleontología es una tarea imposible ya que nadie puede predecir donde termina la influencia de un verdadero maestro.

Este volumen consta de 13 contribuciones de quienes fuimos orientados, formal o informalmente, durante distintas etapas de nuestras carreras por Zulma. Las primeras cinco contribuciones reúnen los trabajos de sus primeros discípulos. En el primer capítulo, M.S. de la Fuente y J. Sterli revén desde una perspectiva histórica el estado del conocimiento de las tortugas extintas registradas en el territorio argentino y destacan la relevancia del trabajo de Zulma en la consolidación y el avance continuo en el estudio de estos reptiles. En el segundo capítulo, M.S. Fernández y L. Campos analizan la diversidad primaria de los ictiosaurios avanzados y proponen una discusión, tomando como ejemplo a los oftalmosáuridos, sobre el concepto de especie y su delimitación en paleontología. En el capítulo tres, A.M. Albino y S. Brizuela, proporcionan una revisión de los escamados continentales extintos de América del Sur y analizan el estado del arte del grupo; la contribución de M.E. Páramo Fonseca, en el cuarto capítulo, presenta una puesta al día de los reptiles marinos de Colombia. N. Bardet y A. Galoyer revén y clarifican, desde una perspectiva histórica, los materiales icónicos de mosasauroideos recuperados de Creta del Cretácico Superior de Meudon (Francia) y que fueron objeto de estudio de figuras tan señeras de la paleontología de vertebrados como Cuvier, Gervais y Gaudry.

Las siguientes tres contribuciones están referidas a dinosaurios, temática en la que Zulma también ha incursionado principalmente a través de la dirección de trabajos de tesis doctorales. En el capítulo seis, A. Otero y L. Salgado presentan una actualización del registro de sauropodomorfos de Argentina que incluye información sobre la procedencia geográfica y estratigrafía de los materiales y sus relaciones filogenéticas. El capítulo siete de este volumen es una síntesis del registro osteológico e icnológico de los ornitisquios tireóforos de Gondwana, contribución presentada por X. Pereda-Suberbiola y colaboradores. Por su parte, A. Paulina Carabajal aborda aspectos paleobiológicos de los dinosaurios a través de la presentación de una práctica guía para la comprensión y estudio de la neuroanatomía de los saurisquios.



Uno de los tópicos que ha despertado profundo interés en la carrera de Zulma, y que fuera objeto de su tesis doctoral, es el estudio de los crocodilomorfos continentales y marinos, particularmente de América del Sur. Tres de las contribuciones de este volumen abordan diferentes aristas de este gran tópico. El capítulo nueve cuenta con la contribución de P. Bona y F. Barrios, quienes hacen una puesta al día del estado del conocimiento de los caimaninos y analizan el registro cenozoico de este clado en Argentina. Y. Herrera, con base en el registro del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina, revé la diversidad taxonómica de uno de los clados más peculiares de crocodilomorfos, los metriorrínquidos; y explora las modificaciones de la anatomía interna del cráneo vinculadas con la conquista del medio marino. En el capítulo 11, D. Pol y J.M. Leardi, analizan los patrones de diversidad de los notosuquios de Gondwana durante el Cretácico, y evalúan los eventos de radiación y extinción de este grupo de crocodiliformes.



La Dra. Zulma Gasparini analizando el cráneo de *Dakosaurus andiniensis* en el laboratorio de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata.

Completando este volumen, las dos últimas contribuciones están referidas a otro de los grupos en los que Zulma ha trabajado y trabaja intensamente, los plesiosaurios de Patagonia y Antártida. En el capítulo 12, J.P. O’Gorman analiza la composición faunística de los plesiosaurios del Cretácico Tardío de los ambientes marginales del norte de Patagonia, destacando sus relaciones con otros plesiosaurios de la provincia Weddelliana. M. Talevi presenta una contribución en la que analiza las modificaciones en la microestructura ósea de la vértebra de un plesiosaurio del Cretácico Tardío recuperado de Antártida.

Este volumen especial ha sido pensado como un pequeño homenaje a quien consideramos una verdadera maestra, Zulma Brandoni de Gasparini. Su guía y su apoyo han sido fundamentales para el desarrollo de nuestras carreras académicas. Desde lo personal queremos agradecerle por todo aquello que no queda reflejado en un manuscrito, una tesis o un proyecto. Quienes conocemos a Zulma sabemos que su calidez humana equipara a sus logros académicos, y este volumen es justamente evidencia de ambos. Cada trabajo es pues un agradecimiento de las decenas de profesionales que la han conocido en ambos aspectos.

Queremos por último expresar nuestro profundo agradecimiento a los autores, a quienes colaboraron como árbitros de los artículos de este volumen y a los directores de la Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina, M. Susana Bargo e Ignacio H. Escapa por darnos el espacio para que este proyecto se concrete. Hacemos extensivo nuestro agradecimiento al equipo de producción editorial y gráfica de PE-APA, por su constante apoyo.

Marta S. Fernández y Yanina Herrera



# ÍNDICE

<b>Marcelo S. de la Fuente y Juliana Sterli</b> ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LAS TORTUGAS EXTINTAS DEL TERRITORIO ARGENTINO: UNA PERSPECTIVA HISTÓRICA .....	1
<b>Marta S. Fernández y Lisandro Campos</b> OPHTHALMOSAURIDS (ICHTHYOSAURIA: THUNNOSAURIA): ALPHA TAXONOMY, CLADES AND NAMES .....	20
<b>Adriana M. Albino y Santiago Brizuela</b> AVANCES EN EL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES ESCAMOSOS FÓSILES CONTINENTALES DE AMÉRICA DEL SUR .....	31
<b>María Eurídice Páramo Fonseca</b> ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES MARINOS CRETÁDICOS DE COLOMBIA .....	40
<b>Nathalie Bardet y Alain Galoyer</b> THE LOST WORLD OF GEORGES CUVIER: MOSASAURIDS FROM THE CAMPANIAN MEUDON CHALK (FRANCE) .....	58
<b>Alejandro Otero y Leonardo Salgado</b> EL REGISTRO DE SAUROPODOMORPHA (DINOSAURIA) DE LA ARGENTINA .....	69
<b>Xabier Pereda-Suberbiola, Ignacio Díaz-Martínez, Leonardo Salgado y Silvina De Valais</b> SÍNTESIS DEL REGISTRO FÓSIL DE DINOSAURIOS TIREÓFOROS EN GONDWANA .....	90
<b>Ariana Paulina Carabajal</b> GUÍA PARA EL ESTUDIO DE LA NEUROANATOMÍA DE DINOSAURIOS SAURISCHIA, CON ÉNFASIS EN FORMAS SUDAMERICANAS .....	108
<b>Paula Bona y Francisco Barrios</b> THE ALLIGATOROIDEA OF ARGENTINA: AN UPDATE OF ITS FOSSIL RECORD .....	143
<b>Yanina Herrera</b> METRIORHYNCHIDAE (CROCODYLOMORPHA: THALATTOSUCHIA) FROM UPPER JURASSIC–LOWER CRETACEOUS OF NEUQUÉN BASIN (ARGENTINA), WITH COMMENTS ON THE NATURAL CASTS OF THE BRAIN .....	159
<b>Diego Pol y Juan M. Leardi</b> DIVERSITY PATTERNS OF NOTOSUCHIA (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) DURING THE CRETACEOUS OF GONDWANA .....	172
<b>José P. O’Gorman</b> PLESIOSAURS (DIAPSIDA, SAUROPTERYGIA) FROM LATE CRETACEOUS (LATE CAMPANIAN–EARLY MAASTRICHTIAN) MARGINAL MARINE ENVIRONMENTS FROM NORTH PATAGONIA .....	187
<b>Marianella Talevi</b> MICROESTRUCTURA ÓSEA Y SUMINISTRO SANGUÍNEO DE UNA VÉRTEBRA CAUDAL DE UN ELASMOSÁURIDO (PLESIOSAURIA: ELASMOSAURIDAE) DEL MAASTRICHTIENSE (CRETÁCIDO TARDÍO) DE LA ANTÁRTIDA .....	196







# ESTADO DEL CONOCIMIENTO DE LAS TORTUGAS EXTINTAS DEL TERRITORIO ARGENTINO: UNA PERSPECTIVA HISTÓRICA

MARCELO S. DE LA FUENTE<sup>1</sup> Y JULIANA STERLI<sup>2</sup>

<sup>1</sup>IANIGLA-CONICET. Museo de Historia Natural de San Rafael. Parque Mariano Moreno S/N°, Avenida Balloffet S/N°, M5602DPH San Rafael, Mendoza, Argentina. [mdelafuente@mendoza-conicet.gov.ar](mailto:mdelafuente@mendoza-conicet.gov.ar); [mdelafuente1910@gmail.com](mailto:mdelafuente1910@gmail.com)

<sup>2</sup>CONICET. Museo Paleontológico Egidio Feruglio de Trelew. Av. Fontana 140, U9100GYO Trelew, Chubut, Argentina. [jsterli@mef.org.ar](mailto:jsterli@mef.org.ar)

**Resumen.** El estudio de las tortugas extintas en el territorio argentino se inició hace 157 años cuando el naturalista francés Auguste Bravard nominó la primera especie de tortuga. Desde ese entonces hasta la actualidad se incrementó el conocimiento de los Testudinata del territorio argentino en una progresión geométrica, desde las meras nominaciones de especies sin ningún tipo de caracterización, realizadas por los naturalistas y los pioneros de los estudios paleontológicos del siglo XIX, hasta los estudios anatómicos detallados de la actualidad. Arbitrariamente hemos reconocido tres etapas diferentes en el desarrollo de estos estudios. Una etapa inicial que se extendió por más de 100 años y que abarcó entre 1858 y 1965 caracterizada por menciones esporádicas sobre nuevas especies de tortugas fósiles realizadas por naturalistas extranjeros y argentinos, así como por pioneros de la paleontología. Una segunda etapa que abarcó 27 años comprendida entre los años 1966 y 1993 en la que se realizaron mayormente trabajos de síntesis por parte de paleontólogos de vertebrados y paleoherpetólogos argentinos incluyendo, en algunos casos, la participación de especialistas extranjeros. La última etapa, comprendida entre los años 1994 y 2015, está caracterizada por el estudio sistemático de las tortugas extintas con aportes significativos sobre la anatomía, taxonomía y biogeografía de los Testudinata meso–cenozoicos del territorio argentino.

**Palabras clave.** Testudinata. Triásico. Jurásico. Cretácico. Paleógeno. Neógeno. Cuaternario. Argentina.

**Abstract.** STATE OF KNOWLEDGE OF THE EXTINCT TURTLES OF THE ARGENTINE TERRITORY: A HISTORICAL PERSPECTIVE. The study of extinct turtles in the Argentine territory began 157 years ago when the French naturalist Auguste Bravard nominated the first species of turtle. Since then, the knowledge of the Testudinata in the Argentine territory increased in a geometric progression from mere nominations of species without any characterization, made by naturalists and pioneers of the paleontological studies of the nineteenth century, to the recent detailed anatomical studies. Three different stages in the history of the study of turtles in Argentina can be recognized. The initial stage, that lasted more than 100 years, between 1858 and 1965, the studies were carried out by foreign and Argentine naturalists as well as by pioneers of paleontology. The second stage that lasted 27 years, between 1966 and 1993 in which synthesis works have mainly done by vertebrate paleontologists and Argentine paleoherpetologists, in some cases with the participation of foreign experts. The last stage, between 1993 and 2015, is characterized by significant contributions on the anatomy, taxonomy and biogeography of Meso–Cenozoic Testudinata of the Argentine territory.

**Key words.** Testudinata. Triassic. Jurassic. Cretaceous. Palaeogene. Neogene. Quaternary. Argentina.

EL ESTUDIO de las tortugas extintas en el territorio argentino se inició en el año 1858 cuando el naturalista francés Auguste Bravard nominó la primera especie de tortuga. Desde ese entonces transcurrieron 157 años hasta la actualidad. Durante este período de tiempo, el conocimiento de los Testudinata del territorio argentino se incrementó en una progresión geométrica, desde las meras nominaciones de especies sin ningún tipo de caracterización, realizadas por los naturalistas y los pioneros de los estudios paleontológicos del siglo XIX, hasta los estudios anatómicos detalla-

dos de la actualidad que han servido de base para efectuar análisis filogenéticos y estudios de biogeografía histórica. En este enorme periodo de tiempo que abarca desde mediados del siglo XIX hasta las primeras dos décadas del siglo XXI los estudios de las tortugas pueden ser divididos en tres etapas. Una etapa inicial en la cual los estudios fueron llevados a cabo por naturalistas extranjeros y argentinos, así como por pioneros de la paleontología argentina. Esta etapa fue la más extensa (más de 100 años) y se extendió desde 1858 hasta 1965. Una segunda etapa, extendida entre 1966

y 1993, representa una etapa intermedia en la que se realizaron estudios de síntesis por parte de paleontólogos de vertebrados y por paleoherpetólogos argentinos y extranjeros. Finalmente una tercera y última etapa de estudio se desarrolló entre los años 1994 y 2015. Este tiempo se corresponde con la etapa más reciente en la que se realizaron estudios anatómicos más detallados sobre los que se construyeron análisis filogenéticos cladísticos y estudios biogeográficos realizados por especialistas argentinos. Este avance en el conocimiento sobre la taxonomía de las tortugas extintas argentinas se refleja no solo en el incremento en el número de trabajos publicados sino también por el aumento del detalle de los mismos. Tan es así es que en la primera etapa del estudio de las tortugas, que comprende más de 100 años, se publicaron 18 estudios en los que se hace referencia a tortugas fósiles, en muchos de ellos tan sólo como meros apéndices de estos trabajos. En la segunda etapa, que comprende 27 años, se editaron 18 trabajos y se presentó una tesis doctoral en la Universidad Nacional de La Plata (de la Fuente, 1988), mientras que en la última etapa se publicaron 64 trabajos y se defendieron dos tesis de grado en la Universidad de Buenos Aires (Maniel, 2011) y Universidad Nacional del Nordeste (Zacarías, 2012), dos tesis doctorales en la Universidad Nacional de La Plata (Bona, 2004; Sterli, 2009), y otras tres tesis doctorales están en curso en la Universidad de Buenos Aires (Lic. Ignacio Maniel), en la Universidad Nacional de La Plata (Lic. Gerardo Zacarías) y en la Universidad Nacional del Comahue (Lic. Juan Marcos Jannello).

Es importante destacar aquí el relieve que adquirió la Dra. Zulma Brandoni de Gasparini para la consolidación y el avance de las investigaciones sobre las tortugas fósiles argentinas en las dos últimas etapas de su desarrollo. Esto se manifiesta en los estudios de síntesis que efectuó la Dra. Brandoni de Gasparini sobre la herpetofauna cenozoica argentina y sudamericana en co-autoría con la Dra. Ana María Báez en sus tres primeros artículos (Gasparini y Báez, 1975;

Báez y Gasparini, 1977, 1979), o en co-autoría con los Dres. Marcelo de la Fuente y Oscar Donadío en un trabajo ulterior (Gasparini *et al.*, 1986). Más relevante aún es el apoyo que Zulma Brandoni de Gasparini brindó a sus primeros discípulos. Es tan así que ella dirigió, hacia fines del siglo XX, las tesis doctorales de Marcelo S. de la Fuente y Marta S. Fernández sobre tortugas extintas y actuales, respectivamente. Posteriormente, al comienzo del siglo XXI, la Dra. Brandoni de Gasparini co-dirigió las tesis doctorales de Paula Bona y Juliana Sterli.

Este ensayo sobre la cronología de las investigaciones de las tortugas extintas complementa el estudio recientemente realizado por Cabrera (2014) sobre los orígenes y los progresos de los estudios neontológicos de quelonios argentinos.

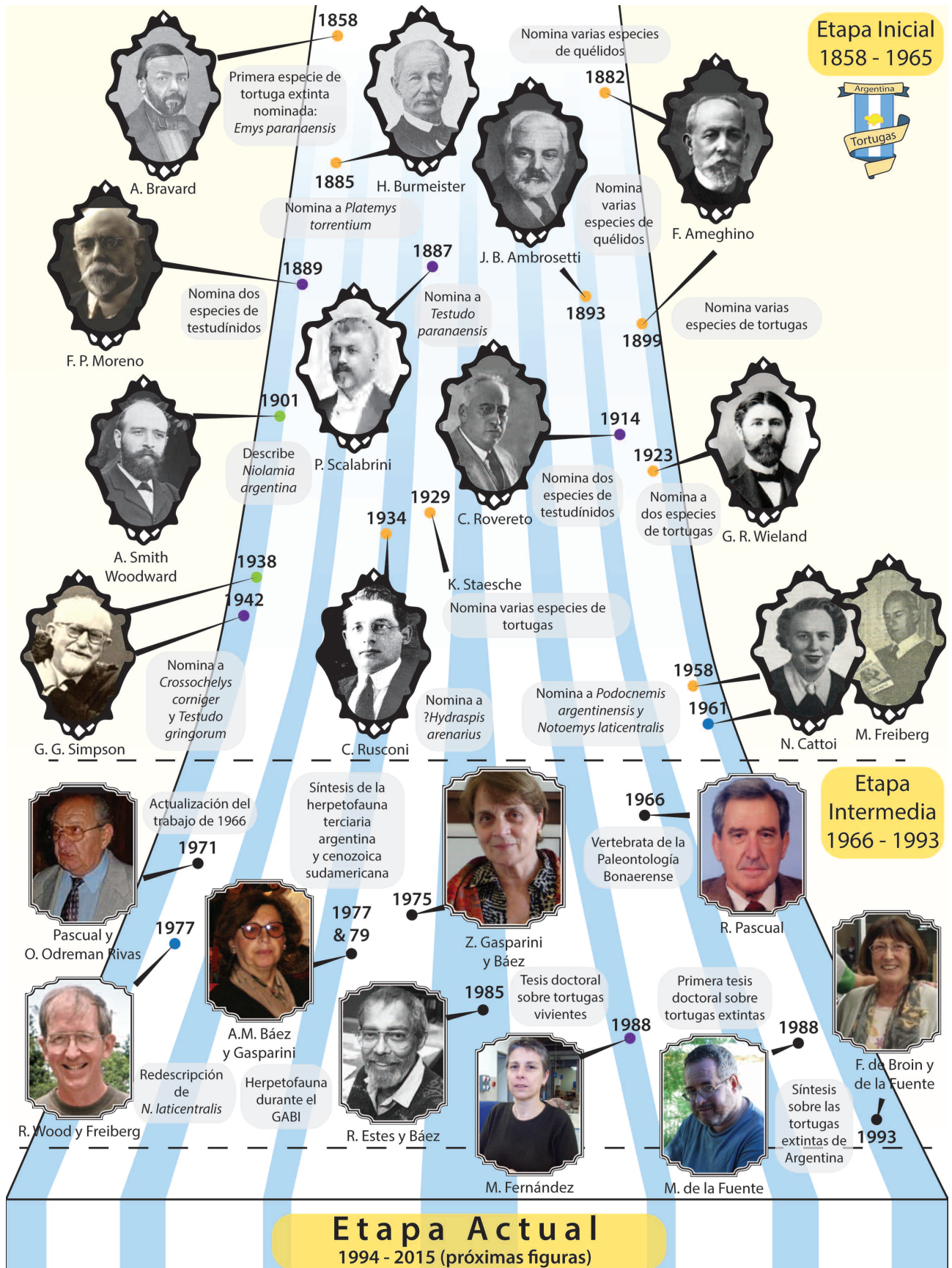
## DESARROLLO

### *Etapa inicial: Estudios llevados a cabo por naturalistas y pioneros de la paleontología argentina (Fig. 1)*

El estudio de las tortugas extintas de la República Argentina se inicia a mediados del siglo XIX cuando Bravard en 1858 (Fig. 1), en su monografía sobre los terrenos marinos cenozoicos de las cercanías de Paraná publicado en El Diario Oficial "El Nacional Argentino", menciona, sin describir, a *Emys paranensis*. Esta especie fue incluida en un catálogo litografiado por él mismo en 1860 del que solo un extracto fue publicado en diferentes obras de Paul Gervais (*fide* Burmeister, 1885), el cual incluía solo la lista de mamíferos. Posteriormente este autor describe *Emys paranensis* con base en cuatro de los cinco fragmentos del caparazón coleccionados por Auguste Bravard en los afloramientos terciarios por él mencionados. Sobre la base del quinto fragmento, Burmeister (1885) nombra y describe brevemente un nuevo taxón denominado como *Platemys torrentium* (Fig. 1). De acuerdo al Código de Nomenclatura Zoológica, la autoría de los dos primeros taxones de tortugas nominados y descritos en el territorio argentino corresponden a Bur-

**Figura 1.** Línea de tiempo que abarca más de 120 años de estudios sobre tortugas extintas en Argentina. En estos 120 años se diferencian dos etapas (inicial e intermedia). En la figura se muestran fotografías de los principales investigadores involucrados y años de publicación de los principales trabajos. Los círculos naranja representan trabajos principalmente sobre quelidos, los círculos violeta sobre testudínidos, los círculos verdes sobre meiolaniformes, los círculos azules sobre *Notoemys laticentralis*, y los círculos negros representan trabajos de síntesis.





meister (1885). Dichos materiales recuperados por Bravard y estudiados posteriormente por Burmeister formaron parte de las colecciones del Museo Público de Buenos Aires, pero no se localizaron en las colecciones del actual Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Como estos taxones no cumplen con los requerimientos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica son considerados como *nomina dubia* (Maniel y de la Fuente, en prensa).

También Ameghino (1882) nominó cuatro taxones: *Platemys laevis*, *P. robusta*, *P. antiqua* y *P. fossilis* (Fig. 1). Los tres primeros procedían de la "Formación Pampeana" y el restante (*P. fossilis*) de los depósitos "Postpampeanos antiguos". Cabe señalar que la "Formación Pampeana" de Ameghino se corresponde con las SALMA (*South American Land Mammal Ages*) Ensenadense y Lujanense y la "Formación Post-Pampeana" con el Holoceno. La revisión efectuada por de la Fuente (1988) en su tesis doctoral le permitió reconocer ejemplares de la especie *Hydromedusa tectifera*, representados por materiales fragmentarios del caparazón conservados en tapas de cartón atadas con "piolines" con los nombres de las especies mencionadas. Por lo tanto *P. laevis*, *P. antiqua*, *P. robusta* y *P. fossilis* fueron consideradas sinónimos junior de *Hydromedusa tectifera* (Rhodin *et al.*, 2015; Maniel y de la Fuente, en prensa).

Posteriormente Ambrosetti (1893) dio a conocer cinco nuevas especies (Fig. 1), las que fueron referidas al género *Platemys*. De acuerdo con este autor las mismas procedían de "depósitos fluviales de la Formación Oligocena de Paraná". Estos depósitos posiblemente se correspondan con el denominado "Conglomerado osífero". De acuerdo con Cione *et al.* (2000), este horizonte está situado en la base de la Formación Ituzaingó, cuya fauna terrestre sugiere una edad Huayqueriense (Tartonian). Ambrosetti (1893) sobre la base de las cinco primeras placas costales del caparazón dorsal correspondientes a otros tantos individuos describió e ilustró cinco nuevos taxones: *Platemys entrerriana*, *P. bergii*, *P. mesopotamica*, *P. robusta* y *P. holembergii*. Tomando en cuenta que los caracteres empleados por Ambrosetti (1893) son insuficientes e inadecuados para definir taxones de tortugas y que los materiales sobre los que fundó estos taxones no fueron localizados en su supuesto repositorio (actual Museo de Ciencias Naturales de Paraná), es poco probable que las placas descriptas por Ambrosetti

se puedan referir al género *Platemys*. Esto se debe a que uno de los caracteres diagnósticos del género monotípico actual (*Platemys platycephala*) es la ausencia de placas neurales, las que según Ambrosetti (1893) estaban presentes en asociación con las placas costales (si bien él no las describió). Por lo expuesto y por no cumplir con los requerimientos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica en su nominación, se considera a las cinco especies de Ambrosetti como *nomina dubia* (Maniel y de la Fuente, en prensa).

Algunos años más tarde Ameghino (1899, p. 10) describió sucintamente tres nuevas especies referidas al género *Platemys* (*P. guaranítica*, *P. patagonica* y *P. sehuensis*) que de acuerdo con el autor procedían del "Cretácico de Patagonia" (Fig. 1). En este trabajo Ameghino no hace referencia a la localización geográfica y estratigráfica precisa de estas tortugas. No obstante, Ameghino (1900) al presentar una lista de la "Formación Guaranítica" menciona que *Platemys guaranítica* y *P. patagonica* procederían de los "Pisos Sehuense y Piroteriense" mientras que *P. sehuensis* procedería del "Piso Sehuense". Cabe destacar que de acuerdo con Marshall *et al.* (1983) al menos el "Piso Piroteriense" de Ameghino se correspondería con la SALMA Deseadense. Ameghino (1899, p. 10) caracterizó a los tres nuevos taxones de la siguiente forma: "*Platemys guaranítica* n. sp. algo más pequeña que *Platemys hilarii* actual y con la superficie ligeramente puntuada. *Platemys patagonica* n. sp., más grande que la especie actual y con la coraza con estructura vermicular profunda. *Platemys sehuensis* n. sp., sumamente pequeña y con coraza lisa, sin escultura de solo 3 a 4 mm de espesor." Lamentablemente Florentino Ameghino no ilustró ni brindó información adicional sobre los holotipos de estas especies, las cuales no han podido ser ubicadas en su supuesto repositorio, el Museo Público de Buenos Aires (actualmente Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"). Asimismo, si bien Ameghino diferenció estos taxones por caracteres de relativa significación taxonómica (*i.e.*, ornamentación y dimensiones de las placas óseas) no mencionó otros atributos en estos materiales que permitan efectuar una determinación por debajo de la categoría ordinal. Por lo tanto hasta que los holotipos de las especies mencionadas sean localizados se ha propuesto considerar estas tres especies como *nomina dubia* (Maniel y de la Fuente, en prensa y publicaciones allí citadas). Es in-

interesante destacar que Sterli *et al.* (2015) reconocen que las tortugas acuáticas pertenecientes al clado Chelidae fueron extirpadas de Patagonia con posterioridad al Eoceno medio y por lo tanto el registro de quélidos oligocénicos es por lo menos cuestionable.

Scalabrini (1887) nominó sin definir, describir o ilustrar, una nueva especie de tortuga, *Testudo paranensis*, procedente de “las barrancas del Paraná”, provincia de Entre Ríos (Fig. 1). Posteriormente Williams (1950) consideró a esta especie como *nomen nudum* criterio compartido por Auffenberg (1974) y de la Fuente (1988) por no cumplir con los requerimientos de disponibilidad del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Pero, como en realidad este taxón fue nominado con anterioridad al año 1931 y los materiales no han podido ser localizados en su posible repositorio, el Museo de Ciencias Naturales de Paraná, debería considerarse como un *nomen nudum* (de la Fuente, 1988; de la Fuente y Zacarías, en prep.). Si bien Auffenberg (1974) consideró erróneamente que *Testudo paranensis* fue dada a conocer por Scalabrini (1884), ese autor en este artículo reproduce la conferencia pronunciada en la Sección Paraná del Instituto Geográfico Argentino. En este sentido, cabe mencionar que la primera mención de *Testudo parenensis* se encuentra en Scalabrini (1887).

Con posterioridad a que Scalabrini publicara su artículo, Moreno (1889) dio a conocer dos nuevas especies provenientes de la localidad de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires) (Fig. 1). Sobre la base de una gran parte de un caparazón dorsal, Pascasio Moreno nominó a *Testudo australis*, y sobre la base de fragmentos de placas del caparazón y de un plastrón, a *Testudo formosa*. El holotipo sobre el cual Moreno (1889) fundó *Testudo australis* fue localizado entre las colecciones de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata (MLP 26-400), posibilitando a de la Fuente (1988, 1997a) validar este taxón. En lo que respecta a *Testudo formosa* cabe señalar que el material tipo sobre el cual Pascasio Moreno acuñó el nombre de este taxón nunca fue encontrado en su supuesto repositorio (Museo de La Plata). Esta circunstancia junto a la insuficiente información anatómica de esta especie suministrada por Moreno (1889), instó a de la Fuente (1988) a considerar a *Testudo formosa* como un *nomen dubium*.

Ameghino (1899) también publicó el nuevo taxón,

*Trionyx argentina*, con una breve e insuficiente caracterización del mismo, mencionando como procedencia el Cretácico de Patagonia (“Formación Guaranítica”) (Fig. 1). En su obra de 1900 Florentino Ameghino se refiere a *Tryonix* [sic] *argentina* como proveniente del “Piso Sehuense” (Ameghino, 1900), pero en ninguno de sus trabajos indica la localidad donde el material fue recuperado. La Formación Guaranítica de Ameghino incluye horizontes marinos y continentales que se extienden desde el Cretácico hasta el Oligoceno y su “piso Sehuense”. Sobre esta base Wood y Patterson (1973) consideraron la posibilidad de que *Trionyx argentina* proveniría del área tipo del “Piso Sehuense” (actualmente Formación Mata Amarilla) en el Río Sehuén, provincia de Santa Cruz. Por otra parte Wood y Patterson (1973) indicaron que Ameghino (1898) también incluyó en su “Piso Sehuense” depósitos de otras regiones distintas al área tipo, entre ellas a la región de Río Chico en la provincia de Chubut, por lo tanto su procedencia estratigráfica y geográfica es imprecisa. También lo es su asignación taxonómica ya que la “diagnosis” propuesta por Ameghino solo hace referencia a su pequeño tamaño, la ornamentación vermicular, la osificación incompleta y a la falta de escudos córneos. Como lo indicaran Wood y Patterson (1973), esta caracterización de la especie es completamente inadecuada para referir un espécimen al género *Trionyx* o incluso probar su asignación familiar. De hecho este tipo de ornamentación está presente en otros grupos de tortugas (*i.e.*, Chelidae) y la ausencia de escudos epidérmicos en una placa no necesariamente significa la falta de escudos en el caparazón. Sobre la base de estos argumentos Wood y Patterson (1973) consideraron a *Trionyx argentina* como un *nomen dubium*.

También, Ameghino (1899) hace mención por primera vez de *Niolamia argentina* (una tortuga terrestre de gran tamaño que exhibe un cráneo con cornamenta) acuñando el nombre de esta especie (Fig. 1). Sin embargo, Florentino Ameghino no designa un holotipo, no diagnostica a la especie, ni ilustra el espécimen sobre el cual esta especie ha sido fundada. Este autor menciona que este espécimen fue descubierto por su hermano Carlos en la Formación Guaranítica (?Cretácico–Paleógeno), en la región comprendida entre los ríos Sehuén y Chubut (Ameghino, 1899). Durante ese mismo año, el aquel entonces director del Museo de La Plata, Francisco Pascasio Moreno, comunicó en una nota breve (Mo-

reno, 1889) el hallazgo realizado por Santiago Roth de un anillo caudal, de restos del caparazón y de un cráneo, figurando por primera vez los materiales de esta tortuga. Dos años más tarde (Fig. 1), Woodward (1901) publica la descripción de esta especie ilustrando el cráneo y parte del postcráneo del mismo espécimen del que había previamente hecho referencia Moreno (1899). Smith Woodward, en su trabajo de 1901, incurre en un error en el nombre genérico con el que Florentino Ameghino nominó esta especie (ver discusión en Sterli y de la Fuente, 2011a) y menciona que Santiago Roth coleccionó restos de estos reptiles extintos en asociación con mamíferos, en estratos rojos que supuestamente podrían corresponder en antigüedad al Cretácico Tardío. Por otra parte, aportando más confusión sobre la procedencia de *Niolamia argentina*, Ameghino (1906) sugiere que la localidad donde Santiago Roth recuperó esta tortuga estaba localizada a 3 km al noroeste del Lago Colhue Huapi (actualmente Lago Musters) donde estaban expuestos afloramientos portadores de la fauna de mamíferos *Notostylops*. Esta aparente ambigüedad sobre la procedencia geográfica y estratigráfica y los presuntos colectores de *Niolamia argentina* se inscribe en la existencia de dos grupos antagónicos en pugna (uno liderado por Florentino Ameghino y otro por Francisco Pascasio Moreno) quienes se ocultaron información sobre la precisa procedencia de esta enigmática especie de tortuga con cornamenta (Sterli y de la Fuente, 2011a).

En su estudio "Los Estratos Araucanos y sus fósiles", Rovereto (1914) dio a conocer dos nuevas especies de testudínidos gigantes (Fig. 1): *Testudo gallardoi* procedente del "Araucanense" de Andalhualá en la provincia de Catamarca, y *Testudo praestans* del "Montehermosense" de la localidad homónima (Monte Hermoso) en la provincia de Buenos Aires. Rovereto distinguió estas especies por el diferente grado de desarrollo de las gibas vertebrales, ignorando las especies mencionadas por Francisco P. Moreno 25 años antes. Cabe destacar que a pesar de no contar con datos precisos de colección, de acuerdo a de la Fuente (1988, 1997a) es posible determinar que el "Araucanense" aflorante en Andalhualá corresponde al "Araucanense" *sensu stricto*= Formación Andalhualá (Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981). Asimismo, como Bossi y Palma (1982) lo indican, el nombre de la Formación Andalhualá proviene de

la localidad homónima enclavada en los afloramientos de esta unidad litoestratigráfica. La misma ha sido asignada a la SALMA Huayqueriense (Mioceno Tardío) por su agregado de mamíferos (Marshall *et al.*, 1983). Por otra parte, el holotipo de *Testudo praestans* procede de la Formación Monte Hermoso, tipo de la SALMA Montehermosense (Plioceno temprano-medio) expuesta a lo largo de los acantilados de la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires, entre Monte Hermoso y Punta Alta (Marshall *et al.*, 1983).

En 1923, Wieland (1923) describió en detalle el caparazón dorsal de un quélido el cual asignó al nuevo género y especie *Parahydraspis paranensis* (Fig. 1). Este ejemplar y otros restos coleccionados posteriormente por Santiago Roth y E. Sors a fines del siglo XIX, así como Gustavo Scillato Yané e Ignacio Noriega más recientemente, provendrían del Conglomerado osífero (= niveles basales de la Formación Ituzaingó SALMA Huayqueriense, Mioceno Tardío, Cione *et al.*, 2000) aflorante en los acantilados de las proximidades de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos) (ver discusión en de la Fuente, 1992; Argañaraz y Piña, 2000; Rhodin *et al.*, 2015; Maniel y de la Fuente, en prensa). En el mismo trabajo Wieland nominó el taxón *Chelys* (?) *patagonica* procedente de alguna localidad indeterminada del sur de Patagonia. Este autor fue ambiguo en cuanto a sus consideraciones taxonómicas ya que advirtió algunas similitudes de este taxón con el quélido actual *Chelus fimbriata*, pero al mismo tiempo reconoció caracteres compartidos con los testudínidos. Este espécimen fue referido al género *Chelonoidis* por Joyce y Faux (2008).

En 1929 el paleontólogo alemán Karl Staesche (Fig. 1) dio a conocer la fauna de quelonios de niveles de antigüedad daniana de la unidad litoestratigráfica que actualmente se conoce como Formación Salamanca (asignada al Cretácico Superior en su obra). Staesche (1929) nominó y describió nuevos taxones de pleurodiros y "criptodiros" sobre la base de placas óseas fragmentarias del caparazón dorsal y plastrón, recuperados de los afloramientos de esta formación en Punta Peligro (provincia de Chubut). Staesche (1929) indicó la presencia de distintas especies de pleurodiros bothremídidos asignados a *Najadochelys*, *N. patagonica* n. sp., *Najadochelys* cf. *patagonica* n. sp., y ?*Najadochelys maior* n. sp. Asimismo, Staesche (1929) también reconoció la presencia en esta fauna de Punta Peligro de dos especies de



"criptodiras": *Osteopygis sculptus* y cf. *Gyremys*. Staesche (1929) se refirió al género *Naiadochelys* acuñado por Hay (1908) pero lo escribió incorrectamente como *Najadochelys*. Trabajos realizados en tiempos recientes han sugerido que las especies de Staesche son todas referibles al clado Pan-Chelidae (Broin y de la Fuente, 1993 a,b; Bona *et al.*, 1998) e incluso a géneros extintos de este clado tales como *Yaminuechelys* o *Salamanchelys* (Bona y de la Fuente, 2005; Bona, 2006).

Rusconi (1934) dio a conocer una nueva especie de tortuga *?Hydraspis arenarius* (Fig. 1) procedente de sedimentitas atribuidas a la Formación Puelche, Santa Cruz (1972) en Villa Ballester (provincia de Buenos Aires). Como todos los vertebrados de esta unidad, los restos fueron extraídos mediante operaciones de perforación utilizando bombas de succión (Cione *et al.*, 2000) sin ningún tipo de control estratigráfico. Tal es así que en la misma unidad aparecen vertebrados marinos de la Formación Paraná y del "Conglomerado osífero" junto con vertebrados terrestres. Rusconi (1934) nominó esta especie sobre la base de un fragmento de placa costal 1 con ornamentación moderada. Posteriormente, sin razones explícitas, Kuhn (1964) refirió este taxón al género australasiático *Chelodina*. De acuerdo a de la Fuente (1988, 1992) el espécimen sobre el cual Carlos Rusconi fundó la especie no muestra caracteres diagnósticos que permita referirlo a algún género particular del clado Pan-Chelidae, por lo cual Maniel y de la Fuente (en prensa) refieren a *?Hydraspis arenarius* como un *nomen dubium*.

Como resultado de los trabajos de campo liderados por el Prof. Dr. George Gaylord Simpson a Patagonia a principios de los años 30 del siglo XX se exhumaron diversos restos de reptiles (entre otros grupos de vertebrados) que fueron estudiados por el mismo Simpson en años ulteriores. Entre estos, Simpson (1938) describió con gran detalle los restos craneanos de la segunda tortuga con cornamenta (clado Meiolaniidae) conocida hasta ese tiempo en América del Sur (Fig. 1). Dicha especie, dada a conocer como *Crossochelys corniger* procede de afloramientos correspondientes al SALMA Casamayorense (Eoceno Medio) de la provincia de Chubut. Posteriormente, en el año 1942 Simpson describió la nueva tortuga terrestre *Testudo gringorum* del Mioceno Inferior de la provincia de Chubut (Simpson, 1942) y se constituyó en uno de los registros de testudínidos más

antiguos de Sudamérica para ese entonces (Fig. 1). Simpson (1943) en su obra "*Turtles and the origin of the fauna of Latin America*" resume la información disponible sobre la distribución presente y pasada de las tortugas neotropicales familia por familia haciendo referencia a diversos taxones de tortugas registrados en nuestro territorio. Simpson (1943) también sostiene, desde un punto de vista paleobiogeográfico, que las tortugas neotropicales se pueden incluir en cuatro categorías: (1) formas extintas, fuertemente especializadas y aberrantes, muy diferentes a las tortugas extintas de la región Holártica (*i.e.*, *Niolamia*, *Crossochelys*); (2) formas endémicas antiguas que han tenido ancestros en el Cretácico Tardío en América del Sur (*i.e.*, pelomedúsidos y quélidos); (3) tortugas terrestres que arribaron a América del Sur por deriva pasiva cuando este continente se encontraba aislado (*i.e.*, testudínidos) y (4) miembros de la fauna de quelonios de América del Norte que arribaron a Sudamérica una vez que se estableció el istmo panameño (*i.e.*, Chelydridae, Kinosternidae, Emydidae).

Hacia fines de los años 50 del siglo XX la paleontóloga Noemí Cattoi (en ese entonces a cargo de la Sección Paleontología Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" de Buenos Aires), y el herpetólogo Marcos Freiberg (Fig. 1) se abocaron al estudio de los quelonios extinguidos de la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales. En una primera etapa describieron el primer podocnemídido ("*Podocnemis*" *argentinensis*) del territorio argentino (Cattoi y Freiberg, 1958). El mismo consiste en un plastrón prácticamente completo coleccionado por el Dr. Otto Schlagintweit que procedería, según estos autores, de la parte media de las "Margas Multicolores" expuestas en la quebrada Queñoal, en el flanco occidental del espolón Esquina Blanca, Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy (Gasparini y Báez, 1975; Broin y de la Fuente, 1993 a,b), horizonte actualmente considerado como Formación Maíz Gordo (Pascual *et al.*, 1981) referido al Cretácico por Cattoi y Freiberg (1958) y actualmente considerado Paleoceno superior (Gayet *et al.*, 1991).

Posteriormente, Cattoi y Freiberg (1961) describieron la primera tortuga jurásica marina que fuera localizada por el Dr. Osvaldo Reig incluida en una laja utilizada para revestimiento en una casa de la localidad bonaerense de Acausso (Wood y Freiberg, 1977) y donada por O. Reig al Museo

Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires. Cattoi y Freiberg dieron a conocer en 1961 este quelonio como *No-toemys laticentralis*, en ese entonces la tortuga más antigua de América del Sur. Gracias a la particularidad de la roca portadora del fósil, se pudo determinar que provenía de las calizas litográficas de una cantera del área de Manzano Escondido (provincia de Neuquén), de la Formación Vaca Muerta, Jurásico Tardío (Gasparini *et al.*, 2015a) y no de la localidad Las Lajas como autores previos lo habían sugerido (*i.e.*, Wood y Freiberg, 1977; de la Fuente y Fernández, 1989; de la Fuente, 2007).

***Etapas intermedia: Estudios de síntesis realizados por paleontólogos de vertebrados y paleoherpetólogos argentinos y extranjeros (Fig. 1)***

Esta segunda etapa se inicia en 1966 (Fig. 1) con la publicación del Fascículo IV "Vertebrata de la Paleontografía Bonaerense" escrito por Pascual y colaboradores. Esta es una magnífica obra de compilación sobre los vertebrados de la provincia de Buenos Aires en la que también se esbozan, en un capítulo introductorio, las edades del Cenozoico maliano de la Provincia de Buenos Aires. En esta monografía Cattoi (en Pascual, 1966) asume la autoría de la parte de reptiles en la que se presentan detalladas diagnósticos de la familia Testudinidae, de la subfamilia Testudininae y del género *Geochelone*, así como también de la familia Chelidae y del género *Phrynos*. De todos estos taxones se indica la distribución cronológica y geográfica global y la distribución estratigráfica en la provincia de Buenos Aires, y se reproduce solamente en la lámina IV la ilustración del caparazón y plastrón de "*Geochelone*" *praestans* de Rovereto (1914).

Posteriormente Pascual y Odreman Rivas (1971) presentan una actualización del trabajo que el Prof. Dr. Rosendo Pascual presentara en el IV Congreso Latinoamericano de Zoología realizado en la ciudad de Caracas en 1968 (Fig. 1). En esta obra los autores hacen referencia al registro de los vertebrados cenozoicos de la República Argentina, destacando el predominio de mamíferos sobre los demás vertebrados. Con el objeto de aportar datos para incrementar el conocimiento sobre la evolución de los ambientes del extremo sur del continente sudamericano durante el Cenozoico, los autores mencionados destacaron aspectos rela-

cionados a la situación geográfica de los yacimientos de vertebrados de Argentina. En este sentido Pascual y Odreman Rivas (1971) destacan que desde el Paleoceno y hasta el Mioceno el registro de vertebrados es exclusivamente patagónico, con otros seis registros en bajas latitudes del territorio argentino. Estos autores consideran también que a partir del Plioceno el registro se confina casi al territorio situado al norte de Patagonia. Posteriormente este trabajo discurre en detalladas listas de especies referidas a diferentes familias, órdenes y clases de distintos grupos de vertebrados, desde aquellos del "Salamanquense", pasando por los de Edad Casamayorensis, otros de Edad Mustersense, así como aquellos de edades Deseadense, Divisaderense, Colhuehuapense, "Patagoniense", Santacruense, Friasense, Chasicuense, Huayqueriense, "Mesopotamiense", "Enterriense" y "Rionegrense" del Río Paraná (Entre Ríos), así como los de la Edad Montehermosense. Acompañando a las listas taxonómicas presentadas, Pascual y Odreman Rivas (1971) se destacan sucintamente las condiciones ambientales de cada edad y se indican los aspectos más destacados de los diferentes componentes de la comunidad de vertebrados de las distintas edades reconocidas por los autores (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos). Todas las especies de tortugas cenozoicas conocidas para las edades indicadas, son mencionadas con el "status" taxonómico conocido para ese entonces.

Síntesis más específicas se inician con el importante trabajo de Gasparini y Báez (1975) (Fig. 1). En este estudio las autoras mencionadas ofrecen un panorama sobre el estado del conocimiento del registro paleontológico de los anfibios y reptiles que habitaron el territorio argentino durante el Cenozoico. En la primera parte de esta obra las autoras listan todo el material registrado en el Cenozoico argentino hasta ese momento. Dicho material fue ordenado cronológicamente por Época y Edad Provincial, y de acuerdo a su procedencia geográfica. Antes de iniciar el estudio del material asignado a una época determinada, realizan un sucinto comentario sobre las áreas en donde están expuestas las sedimentitas portadoras de los taxones estudiados, emitiendo comentarios sobre las condiciones paleoambientales en donde fueron depositadas. Para cada registro se efectúa la determinación más precisa posible del material disponible, vertiéndose comentarios taxonómicos o de otra

índole en el ítem observaciones. Así como se tratan otros anfibios y reptiles, se efectúan comentarios sobre las especies paleocenas "salamanquenses" de tortugas como *Naiadochelys patagónica*, *?Naiadochelys maior*, *Osteopygissculptus* nov. gen. cf. *Gyremys* nominadas por Steasche (1929), Testudines "riochiquenses" indeterminados de Patagonia, podocnemididos de NOA como *Podocnemis argentinensis* (como pelomedúsidos en ese trabajo) y material probablemente referible a esta familia asignado como Testudines indeterminados, especies eocenas casamayorenses como el meiolániido *Crosochelys corniger* o como el quélido *Hydromedusa* sp., Testudines indeterminados divisaderenses de Mendoza, la especie miocena *Geochelone gringorum* del Patagoniense de Patagonia central, cf. *Geochelone gringorum* del Friasense de Patagonia, *Geochelone* sp. del Hayqueriense de Catamarca, la especie *Parahydaspis paranensis* nominada por Wieland en 1923 y *Geochelone* sp. del "Mesopotamiense" de Entre Ríos, y la especie pliocena *Geochelone preastans* de la provincia de Buenos Aires.

En línea con el trabajo previo, Báez y Gasparini (1977) extendieron su revisión a los hallazgos paleoherpetológicos del Cenozoico sudamericano, destacando el aporte de los mismos al conocimiento sobre la evolución de los grupos tratados y a los paleoambientes habitados por los especímenes estudiados (Fig. 1). En la primera parte de esta obra las autoras indican los registros ordenados cronológicamente, enfatizando los datos disponibles sobre su procedencia estratigráfica y geográfica. Los aspectos relacionados sobre los orígenes y la evolución de los distintos grupos de anfibios y reptiles tratados en este estudio son abordados posteriormente. En términos generales las tortugas del registro cenozoico argentino mencionadas en Gasparini y Báez (1975) son tratadas en esta obra. Entre las conclusiones aportadas por Báez y Gasparini (1977) se destacan: (1) los registros más antiguos de anfibios y reptiles del Cenozoico de Sudamérica son del Paleoceno inferior y corresponden a registros de cocodrilos y tortugas; (2) la mayor parte de las familias con registros en el Terciario inferior integran la herpetofauna neotropical en la actualidad con la excepción de los meiolániidos y sebécidos; (3) la antigüedad de ciertos grupos y la distribución geográfica pasada y presente de los mismos sugieren que la deriva continental ha jugado un rol importante en la evolución de muchos

grupos de anfibios y reptiles sudamericanos; (4) la herpetofauna de América del Sur parece haber sido muy diferente de la existente en América del Norte; (5) durante gran parte del Cenozoico y previamente a la conexión de las américas se incorporan al elenco faunístico nuevas familias tales como: Testudinidae, Trionychidae, Colubridae, Nettosuchidae y posiblemente Emydidae; (6) numerosas familias de anfibios y reptiles no se hallan representadas en el registro paleontológico e incluso algunas de ellas como Plethodontidae, Ranidae, Chelydridae, Kinosternidae y Viperidae habrían colonizado tardíamente Sudamérica, mientras que otras (aunque no están registradas) por el grado de endemismo y las relaciones filogenéticas parecen ser antiguos integrantes de la herpetofauna sudamericana.

Otra contribución importante en la que se realiza una evaluación del registro fósil de la Herpetofauna sudamericana es la de Báez y Gasparini (1979) (Fig. 1). En este trabajo se compila la información disponible en ese tiempo sobre el registro de los taxones extintos de anfibios y reptiles que conforman la actual herpetofauna sudamericana. En este estudio las autoras ponen especial énfasis en valorar la contribución de este registro en el desarrollo histórico de los diferentes clados de herpetos reconocidos en América del Sur. Integran estos resultados en un contexto paleogeográfico actualizado desde el Mesozoico medio hasta la actualidad, tomando en consideración los principales eventos diastróficos producidos desde fines del Cretácico a la actualidad en Sudamérica y el impacto de los mismos en los cambios fisiográficos que modelaron la composición y distribución de los anfibios y reptiles de este continente. Las conclusiones obtenidas en este trabajo sobre la composición y el origen de diferentes familias de anfibios y reptiles en Sudamérica están en consonancia con el aporte realizado por Báez y Gasparini (1977). En esta misma temática se inscribe el trabajo de Gasparini *et al.* (1986) en que se presenta un sucinto racconto de la herpetofauna cenozoica argentina.

Otro estudio de singular relevancia es el de Estes y Báez (1985) (Fig. 1). En este trabajo se evalúan los registros paleontológicos de anfibios y reptiles en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI según sus iniciales en idioma inglés) durante el Neógeno y los previos durante el Cretácico y Paleógeno. Esta revisión evidencia que a pesar del limitado registro fósil es destacable la diferencia entre

las herpetofaunas de América del Norte y Sudamérica que se extiende en el pasado. Estes y Báez (1985) identifican solo dos períodos de claro intercambio de faunas entre América del Norte y Sudamérica. El primero corresponde al Cretácico Tardío y está documentado directamente por la presencia de serpientes anéllidas y dinosaurios hadrosauridos e indirectamente por las distribuciones de lagartos teiidos y probablemente por caimanes aligatóridos. El segundo período correspondería al Mioceno con probables evidencias de intercambio entre los anuros leptodactílicos, los lagartos "iguánidos" y teiidos, las tortugas trionyquidas y los cocodrilos. Estos autores presentan como un apéndice de su trabajo un listado en el que se incluyen 30 localidades cretácicas, 23 localidades paleógenas y 22 neógenas con vertebrados "inferiores" en América del Sur, entre las cuales citan varias con registros de tortugas fósiles, 10 de estas locaciones con quelonios están señaladas en el territorio argentino (Estes y Báez, 1985: figs. 3–5).

En el año 1993 Broin y de la Fuente (Fig. 1) presentan las primeras síntesis detalladas de la fauna de quelonios de Argentina en una versión preliminar y en otra más completa (Broin y de la Fuente, 1993a,b). Esta última consistió en una breve enumeración de las formas recientes localizadas en las provincias argentinas con datos de procedencia geográfica, estratigráfica y antigüedad para las formas fósiles, indicando las primeras apariciones de los taxones actuales en el registro paleontológico. Estos autores mencionan que la queloniofauna Reciente del territorio argentino está compuesta de tortugas criptodiras laurasiáticas con respecto a su origen (un género con dos especies de testudínidos, una especie de emydido y otra de kinostérnido) y pleurodiras gondwánicas en cuanto a su diferenciación (quélicos con tres géneros y seis especies). En ese trabajo se provee una lista siguiendo un orden estratigráfico de localidades con el registro de los taxones determinados. El desarrollo de las dos partes y la conclusión de esta obra llevó a los autores (Broin y de la Fuente, 1993b) a presentar un panorama general de la fauna de tortugas de Argentina respecto de las formas sudamericanas, indicando setenta localidades distribuidas desde el Jurásico Tardío hasta el Holoceno. La primera localidad señalada en este trabajo corresponde a afloramientos titonianos de la provincia de Neuquén con taxones extintos parathetysianos. Luego durante el Cretá-

cico de Patagonia con los primeros registros de quélicos y meiolániidos (ahora considerados meiolaniformes), y pelomedusoides en mucha menor proporción. En el Paleoceno y el Eoceno temprano los quélicos y meiolániidos persisten en Patagonia, mientras que en las provincias del NOA se registran pelomedusoides como en las Cuencas Andinas Norteñas (Bolivia y Perú) y en Brasil. Los quélicos invaden progresivamente Argentina hacia el norte y siguen colonizando el norte de América del Sur penetrando en países colindantes de Argentina (Brasil) y países del norte de América del Sur (Colombia, Venezuela). Así, los primeros registros de quélicos en bajas latitudes se registran en el Oligoceno de Brasil, luego en el Mioceno de Colombia, Brasil y Venezuela. En el Oligoceno–Mioceno estas tortugas desaparecen de las provincias más meridionales de Argentina (Patagonia). Esto parece ser resultado del cambio climático producido en estas áreas ligadas a la orogenia andina y el cambio de la disposición de las zonas tropicales alrededor del globo producido por el cambio en la disposición de los polos de rotación de la Tierra. Broin y de la Fuente (1993b) también sostienen que en los tiempos oligocenos–miocenos se constatan los primeros registros de los testudínidos laurasiáticos en Patagonia Argentina y en Bolivia (Broin, 1991). Estas verdaderas tortugas terrestres persisten en el extremo sur de Sudamérica hasta tiempos más recientes, a diferencia de los quélicos que son extirpados de Patagonia debido a su incapacidad para adaptarse al deterioro climático acontecido en el sur del territorio argentino. Durante el Cenozoico tardío (Mioceno medio–Pleistoceno), como sucede a nivel global, formas gigantescas de testudínidos referidos al género sudamericano *Chelonoidis* se registran en Argentina, acompañadas de especies de pequeñas dimensiones. Una de estas especies de pequeño tamaño (*Chelonoidis chilensis*) se extiende actualmente hasta el sur de la provincia de Río Negro, mientras que otras formas recientes (i.e., *Chelonoidis carbonaria*) no traspasaron más allá del nordeste de Argentina. Desde América del Norte no solo se habría producido el probable ingreso de los testudínidos, sino también de un emydido con registro pleistoceno y un kinostérnido actual. Otros países del norte de América del Sur también fueron invadidos por geoemydinos y chelydridos.

Broin y de la Fuente (1993b) también enfatizaron la importancia de los caracteres de las vértebras cervicales para



diferenciar distintos grupos de Pleurodira (Chelidae *versus* diferentes clados de Pelomedusoides), para ayudar a interpretar la evolución de los caracteres del cráneo y del caparazón. Esto, según los autores mencionados, sucede en el Cretácico y Paleoceno de Patagonia en donde varios taxones son reconocidos como quélidos “primitivos” estrechamente relacionadas con taxones vivientes de todos los diferentes clados reconocidos en el clado Chelidae. Finalmente Broin y de la Fuente (1993b) sostuvieron que durante el Cretácico–Eoceno en Patagonia se desarrolló una fauna surgondwánica (Chelidae, Meiolaniformes), mientras que en las provincias del norte de Argentina y otros países de Sudamérica (Bolivia, Brasil, Colombia, Venezuela) se desarrolló una fauna norgondwánica de Pelomedusoides como en África, Europa sur-occidental y en India. El trabajo de Broin y de la Fuente (1993b) marcó una inflexión en el estudio de las tortugas argentinas, porque el mismo sirvió de base para iniciar el estudio sistemático de las tortugas fósiles del territorio nacional.

Durante esta etapa también se defendió la primera tesis doctoral sobre tortugas fósiles en Argentina (de la Fuente, 1988), en donde se presentó el estudio taxonómico de las tortugas criptodiras de la familia Testudinidae y las pleurodiras de la familia Chelidae. En dicha tesis también se discuten algunos aspectos relacionados con el origen de estos dos diferentes clados de tortugas. También trabajos taxonómicos puntuales sobre quélidos (de la Fuente, 1986, 1992), sobre meiolániidos (de la Fuente y Fernández, 1992) y sobre testudínidos (de la Fuente y Cabrera, 1988; de la Fuente, 1994, 1997a,b) cenozoicos fueron publicados en este período o en años posteriores.

Acompañando a estos trabajos de síntesis también se han publicado trabajos descriptivos sobre especies particulares. Por ejemplo, Wood y Freiberg (1977) efectúan la re-descripción del holotipo de la tortuga jurásica *Notoemys laticentralis* de la Formación Vaca Muerta (Fig. 1). En ese momento esta tortuga fue considerada como la tortuga más antigua de América del Sur y referida por estos autores a la familia Plesiochelyidae. Posteriormente de la Fuente y Fernández (1989) corrigieron esta asignación y la refirieron al clado Pleurodira.

En este período también se efectuaron descubrimientos de tortugas fósiles mesozoicas que adquirieron gran rele-

vancia para alcanzar un conocimiento más detallado de la composición de la fauna de quelonios del territorio argentino y sobre los cuales realizar estudios a posteriori sobre la taxonomía, filogenia y paleobiogeografía de diversos grupos de Testudinata. Muchos de estos significativos hallazgos fueron motorizados por los extensivos trabajos de campo desarrollados por el Dr. José F. Bonaparte y colaboradores en afloramientos el Cretácico y Paleoceno de Patagonia durante las décadas del 80 y 90 del siglo pasado (ver Broin, 1987). Entre estos descubrimientos se inscriben los correspondientes a nuevos ejemplares de tortugas jurásicas como *Notoemys laticentralis* y *Neusticemys neuquina* realizados por el grupo liderado por la Dra. Gasparini en Cuenca Neuquina (Fernández y de la Fuente, 1993; Gasparini *et al.*, 1997, 1999), el del ejemplar más completo de un quélido cretácico (*Yaminuechelys gasparinii*) realizado por la Dra. Teresa Manera de Bianco en afloramientos fini-cretácicos de Río Negro y el fantástico hallazgo de tortugas triásicas (*Palaeochersis talampayensis*) efectuado en la provincia de La Rioja por parte del Dr. Guillermo Rougier y colaboradores.

### ***Etapas actuales: Estudios anatómicos, filogenéticos y paleobiogeográficos realizados por especialistas argentinos (Figs. 2–3)***

Muchas de las tortugas recuperadas durante las décadas de 1980 y 1990 sirvieron de material de base para que investigadores argentinos abordaran sus análisis ya no solo desde un punto de vista descriptivo, sino también sistemático-filogenético. En este sentido Fernández y de la Fuente (1994) abordan el estudio del ejemplar más completo de *Notoemys laticentralis*, el único stem Pleurodira (Pan Pleurodira *sensu* Joyce *et al.*, 2004) conocido hasta el momento por material craneano y post-craneano. Este estudio fue complementado por el realizado por Lapparent de Broin *et al.* (2007). En el año 1995 se publica el primer trabajo sobre la tortuga más antigua de América del Sur. Esta tortuga, nominada como *Palaeochersis talampayensis* y preservada por material craneano y postcraneano de varios individuos, representa a un Testudinata basal estrechamente emparentado con *Australochelys africanus* del Jurásico Inferior de Sudáfrica (Rougier *et al.*, 1995). Dicho trabajo se complementó con un trabajo de divulgación (Rougier *et al.*, 1998)



**Figura 2.** Campañas paleontológicas donde se han recuperado restos de tortugas extintas donde ha participado la Dra. Gasparini o algunos de sus discípulos. **1,** Campaña en la cantera El Ministerio, Neuquén (Miembro Los Catutos de la Formación Vaca Muerta), septiembre de 2009. De izquierda a derecha: Zulma B. de Gasparini, Marta Fernández, y Alberto Garrido. **2,** Campaña a la Formación La Colonia (Chubut), noviembre de 2011. De izquierda a derecha: Juliana Sterli, Zulma B. de Gasparini, Leonardo Salgado, José O'Gorman, Ana Parras, Julio Varela y Pablo Puerta. **3,** Campaña a la Formación Los Colorados, septiembre 1994. De izquierda a derecha: Miriam colaboradora del MACN, Andrea Arcucci, Guillermo Rougier, Marcelo de la Fuente, Fernando Abdala, Diego Pol, Santiago Reuil. **4,** Campaña a la Formación Salamanca, enero 2013. De izquierda a derecha: Pablo Puerta, Marcelo de la Fuente, Juliana Sterli, Ignacio Maniel.

y con una descripción de detalle del holotipo y de un material craneano referido (Sterli *et al.*, 2007). En el mismo año que se dio a conocer *Palaeochersis talampayensis* se describieron los primeros restos de tortugas procedentes del Eoceno de la Península Antártica (de la Fuente *et al.*, 1995), los cuales consistían en osículos dérmicos de la coraza secundaria, embebida en una piel correosa de una tortuga marina Dermochelyidae. Otro tipo de tortuga con caparazón prima-

rio fue descrita posteriormente por Bona *et al.* (2010), año en el que también se describieron los restos del caparazón dorsal del primer queloniodeo del Cretácico Tardío de la Península Antártica (de la Fuente *et al.*, 2010).

De la Fuente y Casadío (2000) describieron el primer stem Chelonioidea del territorio argentino cuando nombraron a *Pampaemys meridionalis* procedente del Daniano de La Pampa. Estos autores sugirieron afinidades con la especie

*Erquelinesia gosseleti* del Ypresiano de Europa sobre la base de la parte posterior del cráneo preservado. Posteriormente una mandíbula y restos post-craneanos de otro espécimen fueron recuperados de niveles danianos en la provincia de Río Negro (de la Fuente *et al.*, 2009). La asignación genérica de esta especie ha sido discutida por diversos autores (*i.e.*, de la Fuente y Casadio, 2000; de la Fuente *et al.*, 2009; Parham y Pyenson, 2010). Otros quelonioideos están representados solo por placas epitecales secundarias de la coraza de un Dermochelyidae, recuperadas del Mioceno de Patagonia (de la Fuente y Vucetich, 1998).

Otro hito importante lo constituyó la descripción del quelido cretácico más completo conocido hasta el momento. El mismo está representado por un espécimen preservado por su cráneo, vértebras cervicales, caudales, caparazón dorsal, plastrón y restos del esqueleto apendicular, referido por de la Fuente *et al.* (2001) al nuevo taxón *Yaminuechelys gasparinii*. De la Fuente *et al.* (2001) sugirieron que esta especie estaba estrechamente relacionada con las especies actuales del género *Hydromedusa* sobre la base de caracteres derivados del cráneo y las vértebras cervicales. Esta asunción fue corroborada por Bona y de la Fuente (2005) quienes propusieron que *Yaminuechelys* es el taxón hermano de *Hydromedusa* cuando describieron *Yaminuechelys maior* del Daniano de Chubut. Cabe destacar que una mayor antigüedad y diversidad para el género *Yaminuechelys* ha sido recientemente documentada (de la Fuente *et al.*, 2010; de la Fuente *et al.*, 2015, en prep.; Gasparini *et al.*, 2015b).

Un gran número de taxones de pleurodiros cretácicos y paleógenos fueron descriptos con posterioridad al 2000. Entre ellos podemos mencionar a los quelidos *Bonapartemys bajobarrealis*, *Prochelidella argentinae*, *Lomalatachelys neuquina*, *Paleophrynops patagonicus* los cuales fueron descriptos por Lapparent de Broin y de la Fuente (2001), *Hydromedusa casamayorensis* nominado por de la Fuente y Bona (2002), *Prochelidella portezuelae* nominado por de la Fuente (2003), *Linderochelys rinconensis* por de la Fuente *et al.* (2007), *Prochelidella cerrobarcinae* por de la Fuente *et al.* (2011) y *Salamanchelys palaeocenica* por Bona (2006), así como el podocnemidoideo *Portezueloemys patagonica* por de la Fuente (2003). Este último taxón ha sido considerado como el taxón hermano de los Podocnemididae (de la Fuente, 2003), de todos modos especímenes con cráneos mejor

preservados permitirán corroborar o refutar esta hipótesis.

Diversos estudios taxonómicos sobre testudinoides neógenos y pleistocénicos fueron publicados desde el inicio de este tercer período. Entre estos podemos mencionar la descripción de nuevos especímenes de *Chelonoidis gringorum* del Mioceno de Patagonia (de la Fuente, 1994), redescrípción de holotipos de testudínidos gigantes del Mioceno y Plioceno de Argentina (de la Fuente, 1997a), así como también de especies actuales y extintas de testudínidos pleistocénicos de diferentes dimensiones (de la Fuente, 1997b; Noriega *et al.*, 2000; Manzano *et al.*, 2009; Zacarías *et al.*, 2013, 2014), de emídidos (de la Fuente *et al.*, 2002; Zacarías *et al.*, 2014). Algunos de estos trabajos sobre tortugas pleistocénicas fueron complementados en su momento por un estudio de síntesis sobre reptiles cuaternarios (de la Fuente, 1999).

Algunos pocos estudios sobre Pelomedusoides cretácicos y paleógenos del noroeste de Argentina han sido publicados (de la Fuente y Lapparent de Broin, 1997; de la Fuente *et al.*, 2003; de la Fuente en Scanferla *et al.*, 2011) quedando por estudiar un buen número de materiales inéditos (de la Fuente *et al.*, en prep.) en un área del territorio argentino que es potencialmente rica en restos de quelonios podocnemídidos (*e.g.*, Pascual *et al.*, 1981). La radicación del Dr. A. Scanferla y del Lic. Gerardo Zacarías en el instituto IGIBEO dependiente del CONICET y de la Universidad Nacional de Salta garantizará la continuidad de las prospecciones en estos ricos yacimientos paleógenos del NOA, iniciados por el Dr. Rosendo Pascual y equipo de colaboradores a finales de la década de 1970.

Los trabajos de campo llevados a cabo en forma conjunta por el Dr. Guillermo Rougier y paleontólogos del Museo Egidio Feruglio de Trelew en los afloramientos del Jurásico inferior-medio de Cerro Cóndor (provincia de Chubut) dieron por resultado el hallazgo, entre otros vertebrados, de una tortuga Pan-Testudines estrechamente relacionada con *Kayentachelys aprix* del Jurásico inferior de Arizona (Gaffney *et al.*, 1987; Sterli y Joyce, 2007) y con *Indochelys spatulata* del Jurásico Inferior de la India (Datta *et al.*, 2000). Dicha tortuga, consistente en varios ejemplares preservados por restos craneanos y postcraneanos, fue nominada como *Condorchelys antiqua* (Sterli, 2008) y fue objeto de la tesis doctoral de Juliana Sterli (Sterli, 2009) y



de estudios ulteriores (Sterli y de la Fuente, 2010; Cerda *et al.*, 2015).

Un párrafo aparte merecen los estudios recientes llevados a cabo sobre los Testudinata Meiolaniformes. Los mismos (Gaffney *et al.*, 2007; Sterli y de la Fuente, 2011b, 2013; Sterli *et al.*, 2013, 2015) no solo permitieron constatar una incipiente diversidad del stem Meiolaniidae en el Cretácico de Patagonia (*e.g.*, *Chubutemys copelloi*, *Patagoniaemys patagonica*, *Trapalcochelys sulcata*) sino también explorar las relaciones filogenéticas de estos taxones con el resto de las tortugas y efectuar análisis de biogeografía histórica permitiendo elucidar el origen filogenético y biogeográfico de las tortugas con cornamenta del clado Meiolaniidae (Sterli y de la Fuente, 2013; Sterli, 2015; Sterli *et al.*, 2015) el cual quedó conformado en el territorio argentino por dos especies (*Niolamia argentina* y *Gaffneylandia auricularis*), del Eoceno Medio de Patagonia (Sterli y de la Fuente, 2011a; Sterli *et al.*, 2015).

Finalmente, durante este último periodo también se realizaron nuevos trabajos de síntesis, algunos de índole más general sobre tetrápodos continentales cretácicos (de la Fuente *et al.*, 2007), reptiles marinos jurásico-cretácicos (Gasparini *et al.*, 2007; Gasparini *et al.*, 2015a) o reptiles presentes en ciertas formaciones (Gasparini *et al.*, 2015b). Otros trabajos más específicos se efectuaron para actualizar el estado del conocimiento de las tortugas mesozoicas de Patagonia (de la Fuente, 2007) o sobre el registro fósil de tortugas de determinadas formaciones (Gasparini y de la Fuente, 2000). En otro estudio se realizó un trabajo de síntesis de todas las especies extintas y actuales del territorio argentino en el marco de una obra de mayor magnitud sobre el origen, la evolución y la historia biogeográfica de las tortugas continentales de Sudamérica (de la Fuente *et al.*, 2014), así como también se presentaron síntesis detalladas de tortugas extintas argentinas en sendas revisiones sobre los Pan-Chelidae de América del Sur y Australasia (Maniel y de la Fuente, en prensa) y sobre los Meiolaniformes de Gondwana (Sterli, 2015).

Hacer mención o incluso escribir un breve resumen de todos y de cada uno de los trabajos publicados en esta última etapa excede el alcance de este estudio, por lo que muchos trabajos no han sido mencionados en este racconto. Sin animosidad, en esta etapa se citaron los trabajos más re-

levantes o que mencionan hallazgos importantes a nivel mundial sobre la evolución de las tortugas. Un conteo general de los trabajos sobre tortugas extintas argentinas publicados en esta etapa arroja números mayores a 60 publicaciones. Además, esta etapa actual está caracterizada, no solo por el estudio de materiales presentes en las diferentes colecciones de Argentina, sino también por los numerosos esfuerzos para prospeccionar y recuperar nuevos especímenes de tortugas extintas a lo largo y ancho del país (Fig. 2). Dichas tareas se han desarrollado en afloramientos de distintas edades, desde el Triásico Tardío (Formación Los Colorados, La Rioja) hasta el Eoceno Medio-Mioceno Medio (Formación Sarmiento, Chubut). El hallazgo de nuevos materiales, sumado a los científicos trabajando en el tema, muestra un buen presente y auguran un futuro promisorio para esta línea de investigación. Los nuevos hallazgos y la aplicación de nuevas metodologías (*e.g.*, paleohistología, morfometría geométrica) permiten, por otro lado, el desarrollo de nuevas sub-líneas de investigación y la diversificación y profundización de los estudios anatómico-descriptivos.

Cabe destacar que en la actualidad la línea de estudio fomentada por la Dra. Zulma Gasparini sobre tortugas extintas cuenta con la participación activa de dos investigadores abocados plenamente al tema (Dres. de la Fuente y Sterli), como así también de investigadores que siguen vinculados al estudio de las tortugas fósiles a pesar de estar abocados a otros temas de investigación (Drs. Bona, Fernández, Gasparini). La influencia de la Dra. Gasparini se ve reflejada en la dirección de las tesis doctorales de M. S. de la Fuente y M. S. Fernández, como así también en la co-dirección de las tesis doctorales de P. Bona y J. Sterli (Fig. 3). Esta línea de investigación se sigue expandiendo en la actualidad, ya que se han estado incorporando nuevos estudiantes. Es así en este momento hay un becario postdoctoral (Dr. Vlachos), tres becarios doctorales (Lics. Jannello, Maniel, Zacarías) y una estudiante de grado (Orozabal) realizando sus investigaciones en tópicos relacionados con la evolución de tortugas extintas. Como se puede observar, en el periodo actual no sólo hubo un crecimiento en el número de publicaciones, sino también en la formación de recursos humanos que permitan seguir desarrollando, expandiendo y profundizando las investigaciones sobre la evolución de los



**Figura 3.** Caricatura en la que se observa a la Prof. Dra. Zulma B. de Gasparini dando directivas generales para el estudio de tortugas a dos generaciones de discípulos: Dra. Marta Fernández y Dr. Marcelo de la Fuente (tesistas siglo XX) y a las Dras. Paula Bona y Juliana Sterli (tesistas siglo XXI).

quelonios en el territorio argentino, contextualizando los hallazgos en un marco global de evolución del clado. Argentina en la actualidad cuenta con el grupo más grande de investigación sobre el tema a nivel sudamericano y uno de los más grandes a nivel mundial. Todo esto es posible gracias al apoyo brindado por la Dra. Gasparini en los inicios de esta línea de investigación.

## CONCLUSIONES

El estudio de los Testudinata extintos del territorio argentino se ha realizado por más de 150 años desde mediados de siglo XIX hasta la actualidad. Tres etapas bien diferenciadas se reconocen desde ese entonces. La primera etapa, comprendida entre 1858 y 1965, es la más extensa y abarca más de 100 años. Esta etapa se caracterizó por brindar una variedad de estudios, muchos de ellos incipientes, realizados por los naturalistas del siglo XIX, hasta desarrollar estudios más detallados efectuados por los pioneros de la Paleontología de Vertebrados (*i.e.*, George Gaylor Simpson). Durante la misma se publicaron alrededor

de 18 contribuciones. Una segunda etapa (1966–1993) se distinguió por un gran número de obras de síntesis desde vertebrados (*i.e.*, trabajos de Rosendo Pascual y colaboradores), pasando por síntesis de anfibios y reptiles (*i.e.*, trabajos de Báez y Gasparini) hasta las más específicas sobre tortugas (*e.g.*, trabajos de France Broin y Marcelo de la Fuente). Nueve trabajos de síntesis y otros nueve trabajos específicos sobre tortugas se publicaron en estos 27 años. Finalmente, en el último período, que se extendió desde 1994 hasta la actualidad, se incrementó tanto el número como la especificidad de los estudios, publicándose alrededor de 64 contribuciones. Se destaca la contribución de la Prof. Dra Zulma B. de Gasparini en el desarrollo de los estudios sobre tortugas fósiles en el país mediante su participación en los trabajos de síntesis desarrollados en la segunda etapa mencionada y en la formación de discípulos que han posibilitado el desarrollo y la continuidad de una línea de investigación sobre la paleoqueloniología en la República Argentina.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos expresar nuestro agradecimiento a M.S. Fernández e Y. Herrera (MLP) por invitarnos a participar de este volumen especial en homenaje a la Prof. Dra. Zulma B. de Gasparini. A A. Kramarz (MACN) y M. Reguero (MLP) por su buena disposición y facilidades brindadas en diversas oportunidades al revisar las colecciones a su cargo. A E. Tonni, M. Fernández y G. Rougier por las fotos suministradas, a E. Vlachos (MEF) por el diseño de la Figura 1 y a J. González (La Plata) por haber realizado la ilustración de la Figura 3 de esta contribución. Finalmente agradecemos a G. Ottone y a un revisor anónimo por las sugerencias vertidas, las cuales permitieron mejorar el texto del manuscrito original. Este trabajo fue parcialmente financiado por el PICT 2013-0095 (MSdelaF).

## REFERENCIAS

- Ambrosetti, J. 1893. Contribución al estudio de las tortugas oligocenas de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 14: 489–499.
- Ameghino, F. 1882. Catálogo explicativo de las colecciones de antropología prehistórica y de paleontología de Florentino Ameghino. *Catálogo de la sección de la Provincia de Buenos Aires en la Exposición Sud Americana Anexo A*: 35–42.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológica-paleontológica de la argentina. *Segundo Censo de la República Argentina* 1: 112–255.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológica paleontológica. Suplemento (adiciones y correcciones). *Censo Nacional*, La Plata: 1–13.
- Ameghino, F. 1900. L'age des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 50: 109–130, 145–165, 209–229.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 15: 1–568.
- Argañaraz, B. y Piña, C.I. 2000. Quelonios de la Formación Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno), en Villa Urquiza, Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza, y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina*. Correlación Geológica 14, INSUGEO, San Miguel de Tucumán, p. 239–244.
- Auffenberg, W. 1974. Checklist of fossil land tortoises (Testudinidae). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Science* 18: 121–246.
- Báez, A.M. y Gasparini de, Z.B. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana* 14: 149–232.
- Báez, A.M. y Gasparini de, Z.B. 1979. The South American Herpetofauna. An evaluation of the fossil record. En: W.E. Duellman (Ed.), *The South American Herpetofauna: Its origins, evolution and dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, Monograph 7, p. 29–54.
- Bona, P. 2004. [Sistemática y biogeografía de las tortugas y los cocodrilos paleocenos de la Formación Salamanca, Provincia de Chubut, Argentina]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 159 p. [Inédita].
- Bona, P. 2006. Paleocene (Danian) chelid turtles from Patagonia, Argentina: taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie* 241: 303–323.
- Bona, P. y de la Fuente, M.S. 2005. Phylogenetic and paleobiogeographic implications of *Yaminuechelys maior* (Staesche, 1929) new comb. A large long-necked chelid turtle from the Early Paleocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 569–582.
- Bona, P., Cladera, G. y de la Fuente, M.S. 1998. Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. *10° Congreso Latinoamericano de Geología y 4° Congreso Nacional de Geología Económica* (Buenos Aires), *Actas* 1: 269–274.
- Bona, P., de la Fuente, M.S. y Reguero, M. 2010. New fossil turtle remains from the Eocene of the Antarctic Peninsula. *Antarctic Science* 22: 531–532.
- Bossi, G.E. y Palma, R.M. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del Valle de Santa María, Provincia de Catamarca. *5° Congreso Latinoamericano de Geología* (Buenos Aires), *Actas* 1: 155–172.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná*. Registro Oficial, Buenos Aires, 107 p.
- Broin, F. de. 1987. The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part IV, Chelonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Paleontología* 3: 131–139.
- Broin, F. de. 1991. Fossil turtles from Bolivia. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia* 12: 509–527.
- Broin, F. de, y de la Fuente, M.S. 1993a. Les tortues fossiles d'Argentine: première synthèse. *Documents des laboratoires de Géologie Lyon* 125: 73–84.
- Broin, F. de, y de la Fuente, M.S. 1993b. Les tortues fossiles d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie* 79: 169–232.
- Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 3: 95–173.
- Cabrera, M. 2014. Orígenes y progreso de la queloniología en Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 28: 11–17.
- Cattoi, N. y Freiberg, M. 1958. Una nueva especie de "Podocnemis" del Cretáceo argentino. *Physis* 21: 58–67.
- Cattoi, N. y Freiberg, M. 1961. Nuevo hallazgo de Chelonia extinguidos en la República Argentina. *Physis* 22: 202.
- Cerda, I.A., Sterli, J. y Scheyer, T.M. 2015. Bone shell microstructure of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. *Comptes Rendus Palevol*. Doi:10.1016/j.crpv.2015.01.004.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M., Bond, M., Carlini, A., Casciotta, R., Cozzuol, M., de la Fuente, M.S., Gasparini, Z., Goin, J., Noriega, J., Scillato-Yané, J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. *Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Datta, P.M., Manna, P., Ghosh, S.C. y Das, D.P. 2000. The first Jurassic turtle from India. *Palaeontology* 43: 99–109.
- de la Fuente, M.S. 1986. Un quelido Montehermosense (Plioceno temprano-medio) en las proximidades de Cosquín, Provincia de Córdoba, Argentina. *Ameghiniana* 23: 65–74.
- de la Fuente, M.S. 1988. [Las tortugas Chelidae (Pleurodira) y Testudinidae (Cryptodira) del Cenozoico argentino]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, vol. 1: 270 p., vol. 2: 64 pl. [Inédita].
- de la Fuente, M.S. 1992. Las tortugas Chelidae del Terciario superior y Cuaternario del territorio argentino. *Ameghiniana* 29: 211–299.
- de la Fuente, M.S. 1994. Descripción de nuevos especímenes y relaciones filogenéticas de *Chelonoidis gringorum* (Chelonii: Testudinidae) del Mioceno temprano de Patagonia central. *Studia Geologica Salmanticensia* 30: 107–131.
- de la Fuente, M.S. 1997a. Las tortugas terrestres gigantes del Mioceno tardío-Plioceno del territorio argentino. *Studia Geologica Salmanticensia* 33: 91–120.
- de la Fuente, M.S. 1997b. Las tortugas pleistocenas del extremo

- meridional de la provincia de Santa Fé, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 33: 67–90.
- de la Fuente, M.S. 1999. A review of the Pleistocene Reptiles of Argentina: taxonomic and palaeoenvironmental considerations. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (Eds.), *Quaternary Vertebrate Paleontology in Southern South America, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Special Volume 12, A. A. Balkema, Rotterdam, p. 111–138.
- de la Fuente, M.S. 2003. Two new Pleurodiran turtles from Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 77: 559–575.
- de la Fuente, M.S. 2007. Testudines. En: Z. Gasparini, R. Coria y L. Salgado (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, p. 50–86.
- de la Fuente, M. y Bona, P. 2002. Una nueva especie de *Hydromedusa* Wagler, 1830 (Pleurodira, Chelidae) del Paleógeno de Patagonia. *Ameghiniana* 39: 77–83.
- de la Fuente, M.S. y Cabrera, M. 1988. Comentarios sobre las tortugas fósiles de Sierra Chica (provincia de Córdoba, Argentina). *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina* 4: 65–74.
- de la Fuente, M.S. y Casadío, S. 2000. Un nuevo osteopigino (Chelonii: Cryptodira) de la Formación Roca (Paleoceno Inferior) de Cerros Bayos, Provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 37: 235–246.
- de la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 1989. *Notoemys laticentralis* Cattoi & Freiberg, 1961 from the Upper Jurassic of Argentina: a member of the infraorder Pleurodira (1868). *Studia Palaeocheiloniologica* 3: 25–32.
- de la Fuente, M.S. y Fernández, M. 1992. Un nuevo resto de Meiolaniidae (Chelonii: Cryptodira) del Terciario temprano de Patagonia. *Acta Zoologica Lilloana* 41: 365–369.
- de la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 2011. An unusual pattern in the limb morphology of the Tithonian marine turtle *Neustemys neuquina* from the Vaca Muerta Formation (Neuquén Basin) Argentina. *Lethaia* 44: 15–25.
- de la Fuente, M.S. y de Lapparent de Broin, F. 1997. An *Araripemys*-like decorated pleurodire turtle in the Paleocene of northwestern Argentina. *Geobios* 30: 235–242.
- de la Fuente, M.S. y Vucetich, M.G. 1998. Nuevos materiales de tortugas cryptodiras miocenas del Valle del Chubut. *Ameghiniana* 35: 211–215.
- de la Fuente, M.S., Barbieri, R. y Chafraat, P. 2010. Una tortuga Chelidae (Testudines: Pleurodira) de cuello largo en el Grupo Neuquén, Río Negro, Argentina. Significado cronológico y paleobiogeográfico. *Andean Geology* 37: 399–413.
- de la Fuente, M.S., Calvo, J. y González Riga, B.J. 2007. A new Cretaceous chelid turtle from Northern Neuquén Basin, Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana* 44: 485–492.
- de la Fuente, M.S., Lapparent de Broin, F. de, y Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237–244.
- de la Fuente, M.S., Noriega, J.I. y Piña, C.I. 2002. *Trachemys dorbigni* (Duméril y Bibron, 1835) (Cryptodira: Emydidae) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 16: 65–72.
- de la Fuente, M.S., Santillana, S.N. y Marensi, S. 1995. An Eocene leatherback turtle (Cryptodira: Dermochelyidae) from Seymour Island, Antarctica. *Studia Geologica Salmanticensia* 31: 17–30.
- de la Fuente, M., Sterli, J. y Maniel, I. 2014. *Origin, Evolution and Biogeographic History of South American Turtles*. Springer Earth System Sciences, Dordrecht and Heidelberg, 168 p.
- de la Fuente, M.S., Ciccioli, P., Limarino, O., Gutiérrez, P. y Fauque, L. 2003. Quelonios podocnemídeos en la Formación Puesto La Flecha (Oligoceno), Precordillera de la Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 40: 617–624.
- de la Fuente, M.S., Fernández, M.S., Parras, A. y Herrera, Y. 2009. *Euclastes meridionalis* (de la Fuente & Casadío) from Danian levels of the Jagüel Formation at Cerro Azul, Northern Patagonia, Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 253: 327–339.
- de la Fuente, M.S., Umazano, A.M., Sterli, J. y Carballido, J.I. 2011. New chelid of the lower section of the Cerro Barcino formation (Aptian-Albian?), Patagonia. *Cretaceous Research* 32: 527–537.
- de la Fuente, M.S., Novas, F., Isasi, M., Lirio, J.M. y Nuñez, H. 2010. First Cretaceous turtle from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1275–1278.
- de la Fuente, M.S., Maniel, I., Jannello, J.M., Filippi, L. y Cerda, I. 2015. Long-necked chelid turtles from the Campanian of northwestern Patagonia with comments on K/P survivorship of the genus *Yaminuechelys*. *Comptes Rendus Palevol* 14: 563–576.
- de la Fuente, M.S., Salgado, L., Albino, A., Báez, A.M., Bonaparte, J.F., Calvo, J.O., Chiappe, L.M., Codorníu, L.S., Coria, R., Gasparini, Z., González Riga, B.J., Novas, F.E. y Pol, D. 2007. Tetrápodos continentales del Cretácico de la Argentina: una síntesis actualizada. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 11: 137–153.
- Estes, R. y Báez, A.M. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? En: F. Stahli y D. Webb (Eds.), *The great American biotic interchange. Topics in Geobiology* 4. Plenum Press, New York, p. 140–197.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1993. Las tortugas casiquelidias de las calizas litográficas titonianas del área Los Catutos Argentina. *Ameghiniana* 30: 283–295.
- Fernández, M.S. y de la Fuente, M.S. 1994. Redescription and phylogenetic position of *Notoemys* the oldest gondwanian pleurodiran turtle. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 193: 81–103.
- Gaffney, E.S., Hutchison, J.H., Jenkins, F.A. y Meeker, L.J. 1987. Modern turtle origins: the oldest known cryptodire. *Science* 237: 289–292.
- Gaffney, E.S., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Constantine, A., Vacca, R. y Kool, L. 2007. *Chubutemys*, a new eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. *American Museum Novitates* 3599: 1–35.
- Gasparini, Z. y Báez, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la Herpetofauna Terciaria de la Argentina. 1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (San Miguel de Tucumán), *Actas* 2: 377–416.
- Gasparini, Z. y de la Fuente, M.S. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colonia (Cretácico superior) de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 23–36.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M.S., y Donadio, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 119–130.
- Gasparini, Z., Spalletti, L. y de la Fuente, M.S. 1997. Marine reptiles of a Tithonian transgression, Western Neuquén Basin, Argentina. Facies and Palaeoenvironments. *Geobios* 30: 701–712.
- Gasparini, Z., Fernández, M., de la Fuente, M.S. y Salgado, L. 2007. Reptiles marinos jurásicos y cretácicos de la Patagonia argentina: su aporte al conocimiento de la herpetofauna mesozoica. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica*



- Argentina 11: 125–136.
- Gasparini, Z., Spalletti, L., Fernández, M. y de la Fuente, M.S. 1999. Tithonian marine reptiles from the Neuquén Basin: Diversity and paleoenvironments. *Revue de Paléobiologie* 18: 335–345.
- Gasparini, Z., Fernández, M., de la Fuente, M.S., Herrera, Y., Codorníu, L. y Garrido, A. 2015a. Reptiles from Lithographic limestones of the Los Catutos Member (Middle–Upper Tithonian), Neuquén Province, Argentina: An essay on its taxonomic composition and preservation in an environmental and geographic context. *Ameghiniana* 52: 1–28.
- Gasparini, Z., Sterli, J., Parras, A., O’Gorman, J.P., Salgado, L., Varela, J. y Pol, D. 2015b. Late Cretaceous reptilian biota of the La Colonia Formation, central Patagonia, Argentina: Occurrences, preservation and paleoenvironments. *Cretaceous Research* 54: 154–168.
- Gayet, M., Marshall, L. y Sampere, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a Review. *Revista Técnica Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia* 12: 393–433.
- Hay, O.P. 1908. The Fossil Turtles of North America. *Carnegie Institution Washington Publications* 75: 1–568.
- Joyce, W.G. y Faux, C. 2008. “*Chelys patagonica*” from the Pliocene of Argentina: not lost, not valid, not a chelid turtle. *Ameghiniana* 45: 801–803.
- Joyce, W.G., Parham, J.F. y Gauthier, J.A. 2004. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology* 78: 989–1013.
- Khun, O. 1964. *Fossilium Catalogus, Volume 1, Animalia, Part 107, Testudines*. Gravenhage, Ysel Press, 299 p.
- Lapparent de Broin, F. de, y de la Fuente, M. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendus Académie des Sciences de Paris* 333: 463–470.
- Lapparent de Broin, F. de, de la Fuente, M.S. y Fernández, M.S. 2007. *Notoemys* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination of the anatomical structures and comparisons. *Revue de Paléobiologie* 26: 99–136.
- Maniel, I. 2011. [Diversidad y paleoambiente de las tortugas de la localidad La Bonita (Sub-Grupo Rio Colorado, Grupo Neuquén), Cretácico de Patagonia. Disertación de Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 93 p. Inédita.].
- Maniel, I. y de la Fuente, M.S. En prensa. A review of the fossil record of turtles of the Clade Pan-Chelidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History Yale University*.
- Manzano, A., Noriega, J.I. y Joyce, W. 2009. The tropical tortoise *Chelonoidis denticulata* (Testudines: Testudinidae) from the late Pleistocene of Argentina and its paleoclimatological implications. *Journal of Paleontology* 83: 975–980.
- Marshall, L. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology* 9: 1–80.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire* 1983: 1–93.
- Moreno, F.P. 1889. Breve reseña de los progresos del Museo de La Plata durante el Segundo semestre de 1888. *Boletín Museo de La Plata* 2: 1–44.
- Noriega, J., Manzano, A., de la Fuente, M. y Tonni, E. 2000. Un Testudininae gigante (Chelonii: Cryptodira) del Pleistoceno de la Provincia de Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 37: 321–326.
- Parham, J.F. y Pyenson, N.D. 2010. New sea turtle from the Miocene of Peru and the iterative evolution of feeding ecomorphologies since the Cretaceous. *Journal of Paleontology* 84: 231–247.
- Pascual, R. 1966. En: A.V. Borrello (Ed.) *Paleontografía Bonaerense. Fascículo 4 (Vertebrados)*. Comisión de Investigaciones Científicas, La Plata, 202 p.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las Comunidades de los Vertebrados del Terciario de Argentina. Los aspectos Paleozoogeográficos y Paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Pascual, R., Bond, M. y Vucetich, M.G. 1981. El subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados, cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis), *Actas* 3: 743–758.
- Riggs, E. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of the Late Miocene and Pliocene deposits of the province of Catamarca (Argentina) with notes on the fauna. *Physis* 14: 143–162.
- Rhodin, A.G.J., Thomson, S., Georgalis, G., Karl, H.-V., Danilov, I.G., Takahashi, A., de la Fuente, M.S., Bourque, J.R., Delfino, M., Bour, R., Iverson, J.B., Shaffer, H.B. y van Dijk, P.P. 2015. Turtles and tortoises of the world during the rise and global spread of humanity: first checklist of extinct Pleistocene and Holocene chelonians. En: A.G.J. Rhodin, P.C.H. Pritchard, P.P. van Dijk, R.A. Saumure, K.A. Buhlmann, J.B. Iverson y R.A. Mittermeier (Eds). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs 5, Chelonian Research Foundation, Lunenburg, p. 1–66.
- Rougier, G., de la Fuente, M.S. y Arcucci, A. 1995. Late Triassic turtles from South America. *Science* 268: 855–858.
- Rougier, C., de la Fuente, M.S. y Arcucci, A. 1998. La evolución de las tortugas. *Investigación y Ciencia* 258: 62–70.
- Rovereto, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus Fósiles. *Anales Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1–249.
- Rusconi, C. 1934. Tercera noticia sobre los vertebrados fósiles de la arenosa puelchenses de Villa Ballester. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 117: 19–37.
- Santa Cruz, J.N. 1972. Estudio sedimentológico de la Formación Puelches en la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27: 5–62.
- Scalabrini, P. 1884. Conferencia dada el 6 de Enero en la Sección del Paraná. *Boletín Instituto Geográfico Argentino* 5: 15–19.
- Scalabrini, P. 1887. *Cartas Científicas Museo de la Provincia de Entre Ríos*. Tipografía y Encuadernación La Velocidad, Paraná, 209 p.
- Scanferla, A., Agnolín, A., Novas, F.E., de la Fuente, M.S., Bellosi, E., Báez, A.M. y Cione, A. 2011. A vertebrate assemblage of Las Curtiembres Formation (Upper Cretaceous) of northwestern Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 13: 195–202.
- Simpson, G.G. 1938. *Crossochelys*, Eocene horned turtle from Patagonia. *Bulletin American Museum of the Natural History* 74: 221–254.
- Simpson, G.G. 1942. A Miocene tortoise from Patagonia. *American Museum Novitates* 1209: 1–6.
- Simpson, G.G. 1943. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *American Journal of Sciences* 241: 413–429.
- Staesche, K. 1929. Schildkrötenreste aus der oberen Kreide Patagoniens. *Paläontographica* 72: 103–112.
- Sterli, J. 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Juras-

- sis of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters* 4: 286–289.
- Sterli, J. 2009. [Sistemática y paleobiogeografía de las tortugas continentales del Jurásico de Patagonia, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 530 p. Inédita.].
- Sterli, J. 2015. A review of the fossil record of the Gondwanan turtles of the clade Meiolaniformes. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History Yale University* 56: 21–45.
- Sterli, J. y de la Fuente, M. 2010. Anatomy of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008 and the origin of the modern jaw closure mechanism in turtles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 351–366.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2011a. Re-description and evolutionary remarks on the Patagonian horned turtle *Niolamia argentina* Ameghino, 1989 (Testudinata: Meiolaniidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1210–1229.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2011b. A new turtle from the La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54: 63–78.
- Sterli, J. y de la Fuente, M.S. 2013. New evidence from the Paleocene of Patagonia (Argentina) on the evolution and paleobiogeography of meiolaniform turtles (Testudinata, new taxon name). *Journal of Systematic Palaeontology* 11: 835–852.
- Sterli, J. y Joyce, W.G. 2007. The cranial anatomy of the lower Jurassic turtle *Kayentachelys aprix*. *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 675–694.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S. y Cerda, I. 2013. A new species of Meiolaniform turtle and revision of the Late Cretaceous Meiolaniformes of South America. *Ameghiniana* 50: 240–256.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S. y Krause, M. 2015. A new turtle from the Palaeogene of Patagonia (Argentina) shed new light on the diversity and evolution of the bizarre clade of horned turtles (Meiolaniidae, Testudinata). *Zoological Journal of the Linnean Society* 174: 519–548.
- Sterli, J., de la Fuente, M.S. y Rougier, G. 2007. Anatomy and relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. *Palaeontographica Abteilung A* 281: 1–61.
- Wieland, G. 1923. A new Parana Pleurodiram. *American Journal of Sciences* 5: 1–14.
- Williams, E.E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 94: 511–561.
- Wood, R.C. y Patterson, B. 1973. A fossil trionychid turtle from South America. *Breviora* 405: 1–10.
- Wood, R.C. y Freiberg, M.A. 1977. Redescription of *Notoemys lat-centralis*, the oldest fossil turtle from South America. *Acta Geologica Lilloana* 13: 187–204.
- Woodward, A.S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society, London* 1901: 169–184.
- Zacarías, G.G. 2012. [Tortugas terrestres (Testudinidae) gigantes del Pleistoceno de la Provincia de Corrientes, Argentina, Anatomía y Sistemática. Tesis de Licenciatura Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, 48 p. Inédita.].
- Zacarías, G., de la Fuente, M.S. y Zurita, A. 2014. Testudinoidea Fitzinger (Testudines: Cryptodira) de la Formación Toropí-Yupoí (CA. 58–28 ka) en la provincia de Corrientes, Argentina: Taxonomía y aspectos paleoambientales relacionados. *Revista Brasileira de Paleontología* 17: 389–404.
- Zacarías, G.G., de la Fuente, M.S., Fernández, M.S. y Zurita, A.E. 2013. Nueva especie de tortuga terrestre gigante del género *Chelonoidis* Fitzinger 1835 (Cryptodira: Testudinidae), del miembro inferior de la Formación Toropí/Yupoí (Pleistoceno Tardío/Lujanense), Bella Vista, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 50: 298–318.

Recibido: 17 de agosto de 2015

Aceptado: 28 de septiembre de 2015

# OPHTHALMOSAURIDS (ICHTHYOSAURIA: THUNNOSAURIA): ALPHA TAXONOMY, CLADES AND NAMES

MARTA S. FERNÁNDEZ<sup>1, 2</sup> AND LISANDRO CAMPOS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>CONICET.

<sup>2</sup>División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina.

[martafer@fcnym.unlp.edu.ar](mailto:martafer@fcnym.unlp.edu.ar); [lisandrocampos1@gmail.com](mailto:lisandrocampos1@gmail.com)

**Abstract.** Thunnosaurian ichthyosaurs represent the paradigm of reptilian body designed for a pelagic life style. Most derived thunnosaurian, the ophthalmosaurids, have been traditionally considered as members of a declining lineage. New findings and the re-examination of historical collections radically changed our conceptions about them. Ophthalmosaurids were ecologically more diverse than previously thought. The past few decades have seen an increase of nominal species spurred by new findings and analyses. A still unresolved problem is that many species are only known by their holotypes. Nevertheless, morphological disparity is a compelling argument for considering them as valid. All recent cladistic analyses of ichthyosaurs recover ophthalmosaurids as a clade. Neither the addition of new information nor the addition of new entities resulted in its collapse. On this basis, the assignment of Linnaean rank to this clade (Ophthalmosauridae) is reasonable as it satisfied the primary recommended criteria for taxa naming: monophyly and stability. As the lists of species and genus names are used as input in major data bases for interpreting major turnover and/or extinction patterns, efforts must be focused on clarifying as much as possible the alpha taxonomy. Two major pending issues are the delimitation of *Ophthalmosaurus-Baptanodon*, and *Platypterygius*. The case of *Platypterygius* is complex because the type species is poorly known, its holotype is lost, and there is no consensus among specialist about the species that should be included in this genus. On the other hand, we advocate for the use of the name *Baptanodon natans* instead of *Ophthalmosaurus natans*.

**Key words.** Ophthalmosaurids. Nominal species. Species delimitations.

**Resumen.** OFTALMOSÁURIDOS (ICHTHYOSAURIA: THUNNOSAURIA): TAXONOMÍA ALFA, CLADOS Y NOMBRES. Los ictiosaurios tunosaurios representan, entre los reptiles, el paradigma de la adaptación secundaria a la vida pelágica. Los tunosaurios más derivados, los oftalmosáuridos, han sido considerados tradicionalmente como miembros de un linaje en declive. Nuevos hallazgos, y la revisión de las colecciones históricas, cambiaron radicalmente nuestras concepciones acerca de ellos indicando que eran ecológicamente muy diversos. En las últimas décadas se ha producido un aumento de las especies nominales de oftalmosáuridos. Un problema aún no resuelto es que muchas especies solo son conocidas por sus holotipos. No obstante, la disparidad morfológica es un argumento de peso para considerarlas como válidas. Todos los análisis cladísticos recuperan a los oftalmosáuridos como un grupo monofilético. La adición de nueva información no provoca su colapso. Sobre esta base la asignación de rango linneano a este clado (Ophthalmosauridae) es razonable ya que cumple con los criterios recomendados para nombrar taxones: monofilia y estabilidad. Dado que las listas de especies y géneros se utilizan frecuentemente como datos básicos para interpretar patrones faunísticos y de extinción, los esfuerzos deben centrarse en aclarar lo más posible las listas taxonómicas. Dos temas pendientes son la delimitación de *Ophthalmosaurus-Baptanodon* y de *Platypterygius*. El caso de *Platypterygius* es complejo debido a que la especie tipo es poco conocida, su holotipo está perdido, y no hay consenso entre los especialistas sobre las especies que deben ser incluidas en él. Por otra parte, proponemos mantener el uso del nombre *Baptanodon natans* en lugar de *Ophthalmosaurus natans*.

**Palabras clave.** Oftalmosáuridos. Especies nominales. Delimitación de especies.

ICHTHYOSAURS were reptiles inhabiting the marine realm during most of the Mesozoic. Among them, thunnosaurians (ichthyosaurs with a fish-like profile and forefins much longer than the hindfins) represent the paradigm of reptilian body designed for a pelagic life style. The youngest and most derived thunnosauria clade, the ophthalmosaurids, includes all post-Bathonian forms except for a recently des-

cribed basal non-ophthalmosaurid thunnosaurian from the late Hauterivian–Barremian (Early Cretaceous) of Kurdistan, Iraq (Fischer *et al.*, 2013). Their records indicate a long evolutionary history (~80 million years spanning from the Aalenian up to the Cenomanian), a rapid diversification, and a widespread distribution soon after the first appearance. Thus, the oldest record corresponds to a fragment of a fore-

fin from the Aalenian/Bajocian boundary in Patagonia, Argentina (Fernández, 2003), and as early as the early Bajocian they are confidently documented in south-central Alaska (Druckenmiller and Maxwell, 2014). Since its first definition as a clade (Motani, 1999), the knowledge of ichthyosaurs in general and of ophthalmosaurids in particular has increased significantly. New findings and re-examination of historical collections have radically changed the traditional ideas about their low disparity, taxonomic and ecological diversities, and on their supposed decline since the Late Jurassic until their final extinction at the Cenomanian/Turonian boundary (Sander, 2000; Lingham-Soliar, 2003). Cladogenesis rate analyses suggest that, along its evolutionary history, the Aalenian and Kimmeridgian have been periods of intense speciation. These two periods were identified as 'Ophthalmosaurid' and 'Platypterygiine' radiations respectively (Fischer *et al.*, 2013) (Fig. 1.1). This kind of macroevolutionary scenario rest upon input from the list of species recorded in each stage and/or the number of cladogenetic events resulting from time-calibrated cladograms. In both cases a central issue is the species concept/delimitation criteria used. The purpose of the present contribution is two fold. First, we provide an overview of the ophthalmosaurid species used in cladistic analyses and their occurrences. Second, we attempt to address a discussion on the current state of our knowledge of ophthalmosaurid taxonomic diversity highlighting topics of major consensus and the main pending issues.

## OPHTHALMOSAURIDS INCLUDED IN PHYLOGENETIC ANALYSES AND THEIR OCCURRENCE

We use the informal term ophthalmosauria from a pragmatic point of view to include all ichthyosaurs that can be recognized by sharing a reduced extracondylar area of the basioccipital (see Druckenmiller and Maxwell, 2014, for definition of this character); angular largely exposed laterally, reaching as anteriorly as surangular; plate-like dorsal ridge on the humerus, extra zeugopodial element anterior to radius, and digit distal to it. Thus, we use ophthalmosauria for all the members of the clade supported by these synapomorphies (e.g., Motani, 1999; Fischer *et al.*, 2013, 2014b; Fernández and Talevi, 2014; Roberts *et al.*, 2014).

Twenty-two nominal ophthalmosaurian species have

been recently considered as operative taxonomic units in cladistic analyses. A survey of their types and other specimens referred to ophthalmosauria at a species taxonomic level is presented below:

### *Mollesaurus periallus* Fernández, 1999

The holotype of *Mollesaurus periallus* is the only known specimen of this bizarre monotypic genus. It represents the oldest diagnostic ophthalmosauria. Its holotype was collected in early Bajocian strata of the Los Molles Formation exposing in Neuquén Province, Argentina.

### *Ophthalmosaurus icenicus* Seeley, 1874

This species –type species of the genus– is well known through abundant well-preserved specimens and available detailed descriptions (e.g., Andrews, 1910; Kirton, 1983). Most specimens were collected in the Oxford Clay (Callovian) exposing in southern England. *Ophthalmosaurus* cf. *O. icenicus* has been recorded in Tithonian beds of the La Caja Formation, Coahuila, Mexico (Buchy, 2010).

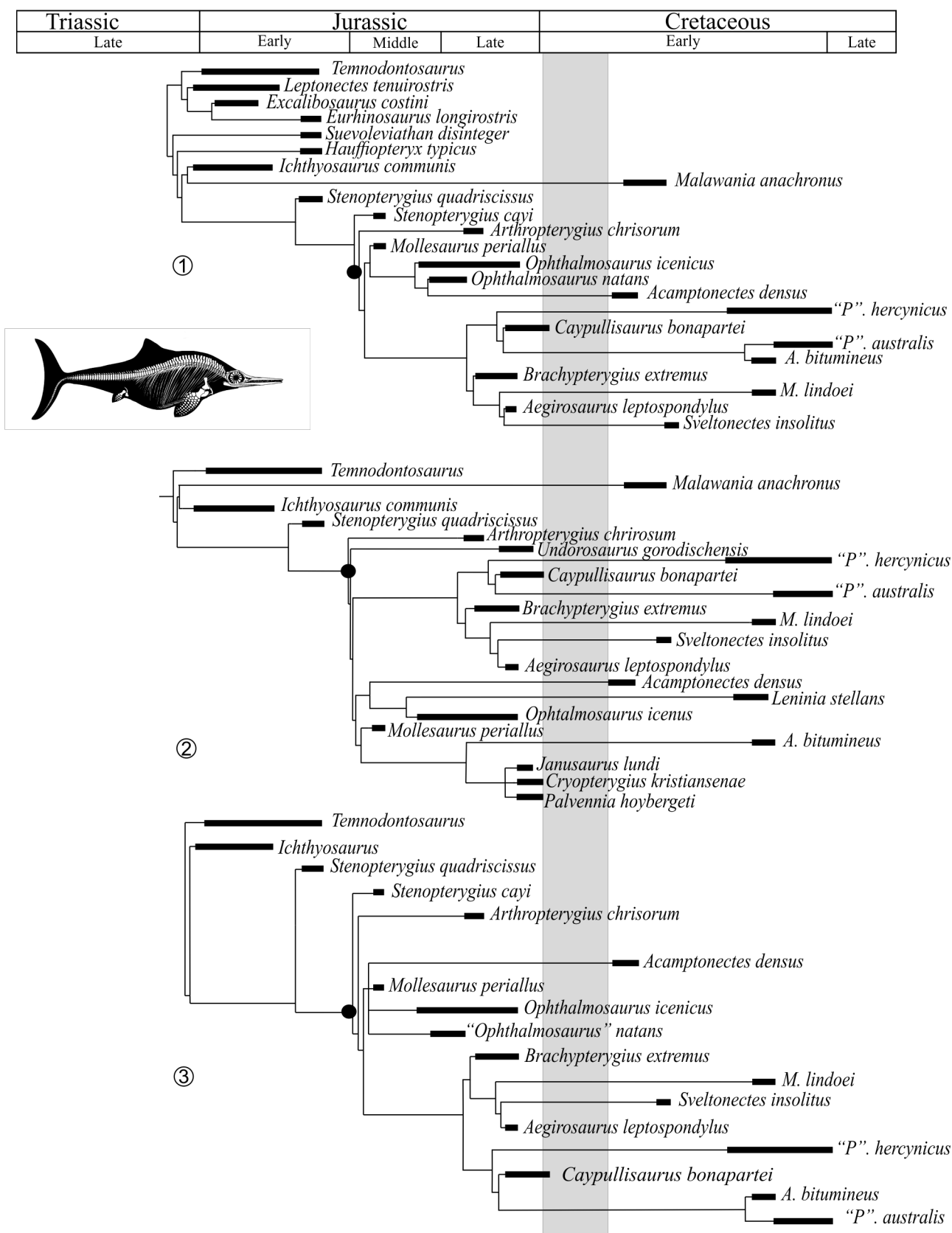
### "*Ophthalmosaurus*" *natans* (Marsh, 1879)

This species name has been traditionally used to include North American "*Ophthalmosaurus*" materials. It is known by several well-preserved specimens, including tridimensional articulated skulls. Most specimens were collected in the Oxfordian (Late Jurassic) of the Sundance Formation (US) (Massare *et al.*, 2014), however its stratigraphic range is Callovian–Oxfordian.

### *Brachypterygius extremus* (Boulenger, 1904)

Originally described on the basis of a single articulated forefin from the Kimmeridgian (Late Jurassic) of Dorset, England. For many years this material was the only one known until McGowan (1997) synonymized *Grendelius mordax* McGowan, 1976 to it. *Grendelius mordax* was originally described, and later on revised, on relatively complete skulls with diagnostic braincase elements (Kirton, 1983). McGowan and Motani (2003) proposed the survival of *Brachypterygius* into the Early Cretaceous based on the re-assignment of *Ichthyosaurus cantabrigiensis* to this genus. However, a recent revision considered *Brachypterygius cantabrigiensis* as a non-valid name (Fischer *et al.*, 2014c).





***Arthropterygius chrisorum* (Russell, 1993)**

The genus *Arthropterygius* was proposed for *Ophthalmosaurus chrisorum* Russell, 1993, based on material recovered from the Ringnes Formation, Oxfordian to Kimmeridgian, Melville Island, Northwest Territories, Canada (Maxwell, 2010). The holotype, and other referred specimens, are incomplete and include braincase elements, fore- and hindfin and vertebrae. The holotype shows a peculiar modification of the internal carotid course piercing the posterior surface of the basisphenoid. *Arthropterygius* sp. were also collected in the Tithonian of the Vaca Muerta Formation (Argentina) and Middle Volgian of the Paromes Formation (Russia) (Fernández and Maxwell, 2012; Zverkov *et al.*, 2015).

***Aegirosaurus leptospondylus* (Wagner, 1853)**

The genus *Aegirosaurus* was proposed for *Ichthyosaurus leptospondylus*, originally described based on material recovered from the lithographic limestones in Borsheim near Kelheim, Bavaria. As this specimen was destroyed during World War II, Bardet and Fernández (2000) selected as a neotype a complete and well-preserved specimen from the Solnhofen Formation, early Tithonian. A rostrum identified as *Aegirosaurus* sp. was collected in the Valaginian of south-eastern France, extending the stratigraphic range of the genus to the Early Cretaceous (Fischer *et al.*, 2010).

***Caypullisaurus bonapartei* Fernández, 1997**

Type species of *Caypullisaurus* by monotypy. Its geographic and stratigraphic occurrence is currently restricted to the Tithonian–Berriasian of the Vaca Muerta Formation in the Neuquén Basin, Argentina. Pardo Pérez *et al.* (2011) tentatively identified with this species a few specimens from the Valanginian–Hauterivian (Early Cretaceous) from southern Chile. However, this identification has not been confirmed later (Stinnesbeck *et al.*, 2014).

***Undorosaurus gorodischensis* Efimov, 1999**

This is the type species of the genus and was described

based on the specimens recovered from the middle Volgian of the Ul'yanovsk, Volga Region and Moscow Region, Russia. Two other species, *U. khorlovensis* and *U. nessovi*, originally assigned to this genus, were synonymized with the type species by McGowan and Motani (2003). Recently, Arkhangelsky and Zverkov (2014) described a new species, *U. trautscholdi* based on a partial forefin collected in the Volgian of Mnevnik, Moscow (Russia).

***Cryopterygius kristiansenae* Druckenmiller, Hurum, Knutsen and Nakrem, 2012**

This is the only known species of the genus. Its holotype, and the only known material, is an almost complete and articulated skeleton collected in the Tithonian Agardhfjellet Formation in Svalbard (Norway).

***Palvennia hoybergeti* Druckenmiller, Hurum, Knutsen and Nakrem, 2012**

This is the only known species of the genus. Its holotype, and only known specimen, consists of a complete skull and atlas-axis complex, a poorly preserved humerus and isolated distal limb elements; it was also collected in the Tithonian Agardhfjellet Formation of Svalbard (Norway).

***Janusaurus lundí* Roberts, Druckenmiller, Saeter, and Hurum, 2014**

This new taxon was based on a relatively complete holotype –and only known specimen– consisting of a skull lacking its most anterior tip, cervical, dorsal and caudal vertebrae, a pectoral girdle, forefin, partial pelvic girdle and both femora. It was collected in the Agardhfjellet Formation, early Middle Volgian (Late Jurassic).

***Acamptonectes densus* Fischer, Maisch, Naish, Kosma, Liston, Joger, Krüger, Pardo Pérez, Tainsh, and Appleby, 2012**

The holotype of the only known species of the genus, including skull and axial skeleton, was collected in the Hau-

**Figure 1.** Time-calibrated phylogenetic relationships of ophthalmosaurid ichthyosaurs modified and simplified. **1**, after Fischer *et al.* (2013); **2**, after Roberts *et al.* (2014); **3**, after Druckenmiller and Maxwell (2014). In grey: gap in the fossil record; black dot, Ophthalmosauria clade.

terivian of the Speeton Clay Formation exposing in North Yorkshire, UK. A paratype was collected from the Hauterivian in Lower Saxony (Germany) extending the geographic range of this taxon.

***Sveltonectes insolitus* Fischer, Masure, Arkhangelsky and Godefroit, 2011**

The holotype –and only known specimen– is an almost complete skeleton collected in the late Barremian (Early Cretaceous) in the Ul'yanovsk region, western Russia.

***Maiaspondylus lindoei* Maxwell and Caldwell, 2006**

This species is known from the holotype and four paratypes (including remains of two embryos) collected in the middle Albian of the Northwest Territories of Canada.

***Athabascasaurus bitumineus* Druckenmiller and Maxwell, 2010**

*Athabascasaurus bitumineus* was described based on its holotype –and only known specimen– collected in the Wabiskaw Member of the Clearwater Formation (early Albian), exposing in Alberta, Canada.

***Platypterygius platydactylus* (Broili, 1907)**

The holotype of this species was destroyed during World War II. It is known from the original description and figures provided by Broili (1907). It consisted of skull, mandible, pectoral girdle and forefin, and most of the vertebral column. It was collected in the late Aptian of the Hannover area, Lower Saxony (Germany).

***Platypterygius americanus* (Nace, 1939)**

This species is well known based upon well-preserved and tridimensional cranial and post-cranial remains. The horizon and type locality is the uppermost part of the Mowry Shale Member of the Graneros Formation (late Albian) in Wyoming (US). Reevaluation and revision of North American materials (Maxwell and Kear, 2010) confirmed its range extension up to the Cenomanian.

***Platypterygius australis* (McCoy, 1867)**

This species is well-known by several well preserved specimens from Albian of Queensland, and the Albian–

Aptian in South Australia and the Northern Territory (Australia) (Zamit, 2010, 2012).

***Platypterygius hercynicus* (Kuhn, 1946)**

The holotype, was recovered from the Aptian of Northern Harzvorland, Lower Saxony (Germany). This species name has been considered a synonym of *P. platydactylus* (McGowan and Motani, 2003). However later revisions of its holotype (Kolb and Sander, 2009) and of additional late Albian material from northwestern France (Fischer, 2012) resulted in a unique combination of features that warrant its recognition as a valid species name.

***Leninia stellans* Fischer, Arkhangelsky, Uspensky, Stenshin and Godefroit, 2014a**

The holotype, and the only known specimen, consists of a well-preserved three-dimensional partial skull of an adult specimen collected in the early Aptian (Early Cretaceous) of the Kriushi locality, Sengiley district, Ul'yanovsk Region, Russia. Additional remains from the type locality have been mentioned as probably corresponding to this taxon but they were not formally assigned to it.

***Simbirskiasaurus birjukovi* Ochev and Efimov, 1985**

The holotype –and the only known specimen– consists of a partial skull lacking the anterior most part of the snout and the postorbital region. It was collected in the early Barremian (Early Cretaceous) of the Ul'yanovsk area, Russia. Maisch and Matzke (2000) referred to it as *Platypterygius birjukovi* but Fischer *et al.* (2014a) re-analysed the holotype and considered *Simbirskiasaurus birjukovi* as valid.

***Pervushovisaurus bannovkensis* Arkhangelsky, 1998**

The holotype –and the only known specimen– consists of a complete rostrum recovered from the Middle Cenomanian of the Nizhnaya Bannovka locality, Saratov Region, Russia.

Other nominal species traditionally considered as valid were not been yet included in phylogenetic analyses because they are represented by fragmented materials, *i.e.*, "*Platypterygius*" *campylodon* (Carter, 1846); "*P.*" *hauthali* (Huene, 1927); and *Sisteronia seeleyi* (Fischer *et al.*, 2014a). Another species not included in phylogenetic analyses is

*Platypterygius sachicarum* Páramo, 1997 from the early Aptian of Colombia (Hampe, 2005), which is known by the tridimensional skull of the holotype.

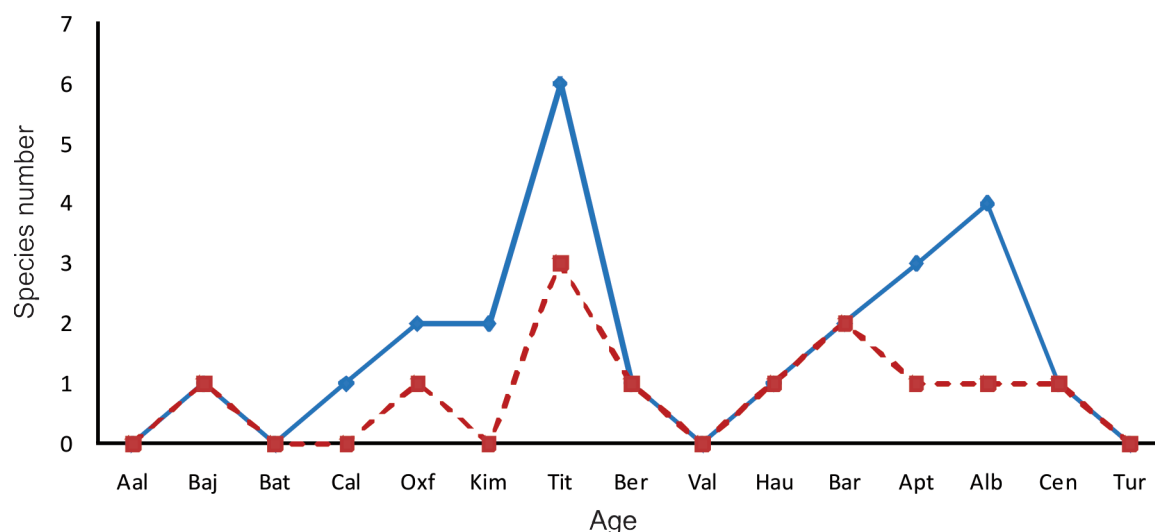
This brief survey highlights a problem that sometimes is overlooked. Of the 22 operative taxonomic units listed above, 11 are known only by their holotypes (Fig. 2).

## DISCUSSION

### *Alpha taxonomy and species delimitation*

Since the publication of the Handbook of Ichthyopterygia (McGowan and Motani, 2003) the number of nominal species of ophthalmosaurids has increased significantly. Thus, the amount of species considered as valid in 2003 (14 species within five genera) has increased up to at least 26 (the 22 taxa listed above plus *Platypterygius campylodon*, “*P. sachicarum*”, “*P. hauthali*” and *Sisteronia seeleyi*), included in 19 genera. This simple estimate highlights one of the main problems we are facing nowadays in the vertebrate paleontology, that is, the species delimitation. New debates on species concepts and delimitation have been triggered over the last decade in all major groups (e.g., plants, inverte-

brates, and vertebrates). The cause of such debate has been the increase of species numbers and the so-called Taxonomic Inflation (e.g., Zachos, 2013, 2015; Bebbler *et al.*, 2014; Isaac *et al.*, 2014). Although a debate on the species concept and species delimitation (de Queiroz, 2007) is beyond the scope of this contribution, a quick survey of scientific literature reveals that species delimitation in the last years has been a major concern among neontologists but not among paleontologists. It is obvious that, although species concept-species delimitation is a central issue for all of biology, assumptions and tools used in their recognition are different for extant and extinct forms. While the underlying assumption of interbreeding (*i.e.*, biological species concept, Mayr, 1942) is a major concern for living forms, paleontologists can only assume arbitrarily the reproductive isolation of their “species”. On the other hand, while “time of occurrence” is a central issue in paleontology, it needs no test in extant forms. Isaac *et al.* (2004) and Zachos (2013, 2015), among others, point out a shift in paradigm from the Biological Species Concept to various versions of the Phylogenetic Species Concepts as responsible of raising former

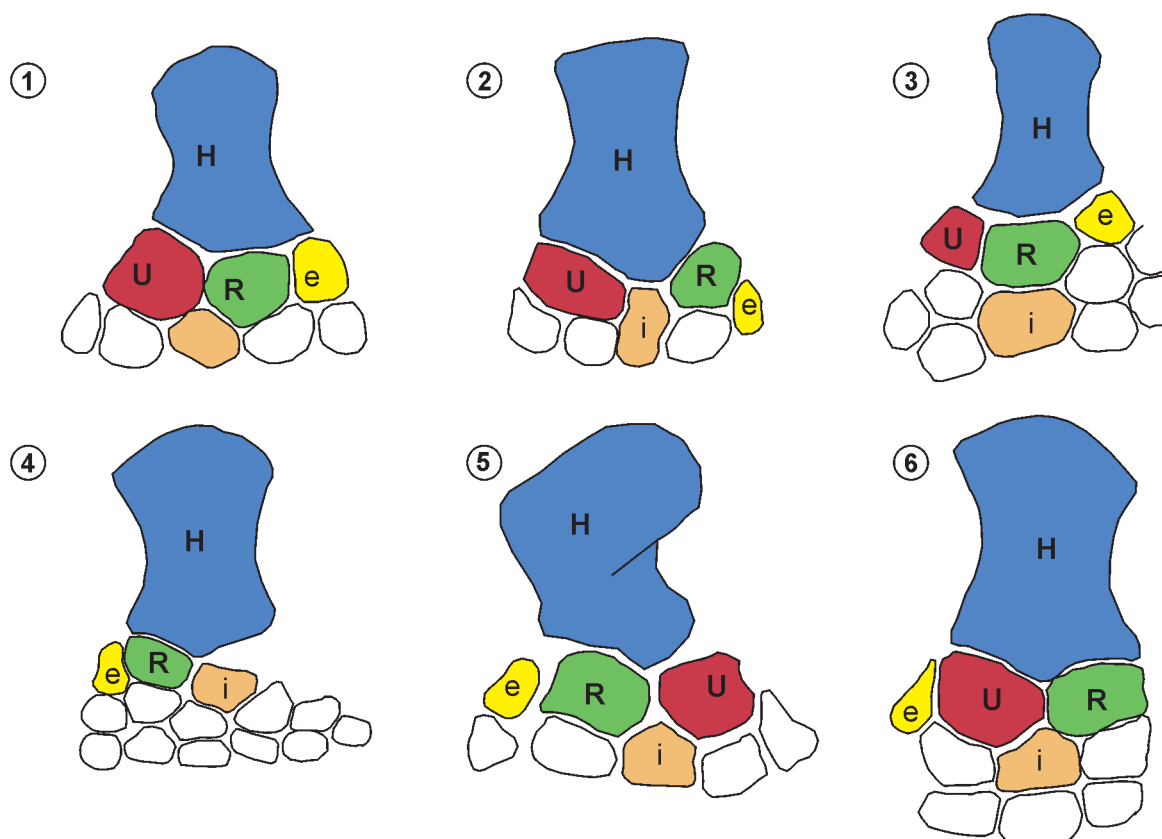


**Figure 2.** Operative taxonomic units (OTUs) of ophthalmosaurids (solid line), and OTUs only known by their holotypes (dash line) and their occurrences. Aal, Aalenian; Baj, Bajocian, *Mollesaurus periallus*; Bat, Bathonian; Cal, Callovian, *Ophthalmosaurus icenicus*; Oxf, Oxfordian, “*O. natans*”, *Arthropterygius chrisorum*; Kim, Kimmeridgian, *Brachypterygius extremus*, *Arthropterygius chrisorum*; Tit, Tithonian, *Aegirosaurus leptospondylus*, *Caypullisaurus bonapartei*, *Undorosaurus gorodischensis*, *Cryptopterygius kristiansenae*, *Palvennia hoybergeti*, *Janusaurus lundii*; Ber, Berriasian, *Ca. bonapartei*; Val, Valanginian; Hau, Hauterivian, *Acamptonectes densus*; Bar, Barremian, *Sveltonectes insolitus*, *Simbirskiasaurus birjukovi*; Apt, Aptian, *Platypterygius platydactylus*, *Platypterygius hercynicus*, *Leninia stellans*; Alb, Albian, *Maiaespondylus lindoei*, *Athabascasaurus bituminosus*, *P. americanus*, *P. australis*; Cen, Cenomanian, *Pervushovisaurus bannovkensis*; Tur, Turonian.



subspecies to species rank and, therefore, a risk for taxonomic inflation. In the particular case of mammals, Zachos (2013, 2015) remarked the significance –and potential undesirable impact– of taxonomic inflation not only for scientific knowledge but also for conservation policy, management and environmental legislation. Obviously, this is not the case in paleontology although, at a different scale, the last years have been also witness of an increase of nominal species, which in turn could result in a bias in the interpretations of major turnover and/or extinction patterns. In the particular case of ophthalmosaurid ichthyosaurs, the increase in the number of species does not seem to be a case of taxonomical inflation (*i.e.*, “splitters” winning “lumpers” battle) but as a result of a real increase in the knowledge of morphological disparity within the group. Thus, certain regions of the ophthalmosaurian skeleton that have been traditionally

considered as conservative, and therefore lacking information on the internal relationships of the clade, have demonstrated to be variable among terminal taxa. The widening of the zeugopodial region of the forefin by means of a preradial extra-zeugopodial element (clearly recognized as a synapomorphy of the group), and the humerus-zeugopodium articulation seems to be complex and morphologically more diverse than originally described (Fig. 3). The traditionally accepted “uninformative” nature of braincase elements (except the basioccipital) is also incorrect. Thus, change in the course of the internal carotids has been pointed out by Maxwell (2010) in the holotype of *Arthropterygius chrisorum*, and the same condition has been verified in materials from Patagonia (Fernández and Maxwell, 2012) and northern Russia (Zverkov *et al.*, 2015). Exoccipital and stapes, which have been considered as non-informative for systematic



**Figure 3.** Proximal segments of ophthalmosaurid forefins showing the morphological diversity of the humero-zeugopodium articulation. 1, *Ophthalmosaurus icenicus*; 2, *Aegirosaurus leptospondylus*; 3, *Caypullisaurus bonapartei*; 4, *Sveltonectes insolitus*; 5, *Platypterygius australis*; 6, *P. americanus*. 1–3, 6, right forefins, 4–5, left forefins. Not to scale. Abbreviations: e, extra-zeugopodial element; H, humerus; i, intermedium; R, radius; U, ulna.

proposes, also became a source of systematic useful characters (e.g., Fischer, 2012).

In summary, contrary to neontological cases, in which subspecies have been raised to species rank, in the case of ophthalmosaurids the increase in the number of species is the result of new findings (as is expected from paleontological explorations of new areas), and recognition of nominal species as valid. In other words, the increase from 14 up to 26 ophthalmosaurid species is the result of new findings (mainly from the northern high latitudes) and nomenclature decisions based on new morphological information.

A shortcut in the resolution of the species delimitation conflict in paleontology has been recently proposed by Silcox (2014) who advocated for a pragmatic approach. She suggested "...that paleontologists escape from the tyranny of the present and take a pragmatic approach to defining species that emphasizes what we actually need to do with them" (sic). In doing so, and close to the spirit of Cracraft's phylogenetic species concept (Cracraft, 1987), in the context of phylogenetic analysis species can be considered as the minimum diagnosable operational taxonomic units without any further requirement for testing "how those units came to be". According to the most extensive and recent phylogenetic analyses (Fischer *et al.*, 2013; Roberts *et al.*, 2014) all terminal units listed above can be considered as species as they are the minimum diagnosable units (e.g., Fischer *et al.*, 2013: figs. S5–S7).

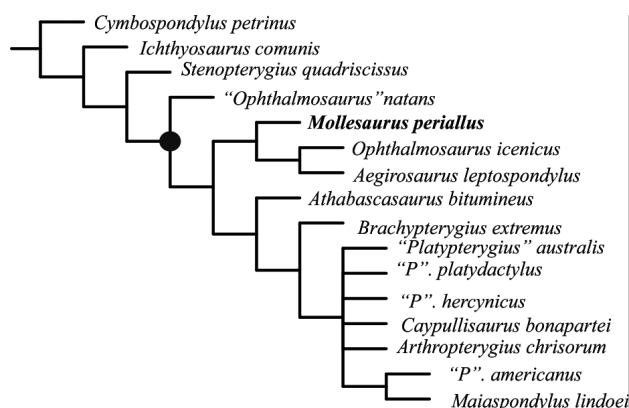
### *Ophthalmosaurian, Ophthalmosauridae: clades and names*

Assuming these units as valid, the second step is the comparison of phylogenetic analyses available (Figs. 1, 4). Phylogenetic analyses consistently recovered ophthalmosauria (*sensu* Motani, 1999) as a clade, however decay index values are relatively low. Nevertheless, when highly incomplete taxa are pruned, ophthalmosauria branch support is relatively good (e.g., 6+, Fischer *et al.*, 2013).

Although high values of branch support are always desirable it is worthy to remark that, in the case of advanced thunnosaurians, the identification of an Ophthalmosauria clade seems to be stable and robust. Crisci (1977) pragmatically defined the "best" biological classification as the one that is more stable, robust and, of course, predictive;

understanding by stable the one that is not modified substantially by the addition of new information, robust if it is not modified by addition of new entities. Although the scientific context in which Crisci (1977) presented his contribution has changed, as cladistics has become the dominant paradigm in systematics, the statements exposed above are still valid. In the case of advanced thunnosaurians neither the addition of new characters (*i.e.*, increase of character sampling) nor the addition of new entities (*i.e.*, increase of taxon sampling) resulted in the collapse of ophthalmosauria clade. On this basis, the assignment of Linnaean rank to this clade (*i.e.*, Ophthalmosauridae Baur, 1887) is reasonable as it satisfied the primary recommended criteria for taxa naming: monophyly and stability (Vences *et al.*, 2013).

Within the ophthalmosauria clade, Fischer *et al.* (2012) recovered two subclades and named them as subfamilies Ophthalmosaurinae Baur, 1887, and Platypterygiinae Arkhangelsky, 2001. Stratigraphic calibration of their cladogram resulted in the recognition of two major radiations: Ophthalmosaurid Radiation in the Aalenian (Middle Jurassic) and a subsequent Platypterygiine Radiation at the Kimmeridgian (Late Jurassic) (Fischer *et al.*, 2013). Based on the Fischer *et al.* (2012, 2013) data set and increasing taxon sampling, Druckenmiller and Maxwell (2014) and Roberts *et al.* (2014) results are congruent, recovering Ophthalmosaurinae and Platypterygiinae as monophyletic. However, the phylogenetic position of *Athabascasaurus*



**Figure 4.** Phylogenetic relationships of ophthalmosaurid ichthyosaurs after Fernández and Talevi (2014). Black dot, Ophthalmosauria clade.

*bitumineus* is contradictory among these analyses. While Fischer *et al.* (2013) and Druckenmiller and Maxwell (2014) found it as deeply nested within the platypterygiins; Roberts *et al.* (2014) recovered it as deeply nested within ophthalmosaurins. On the other hand, Fernández and Talevi (2014), based on the Druckenmiller and Maxwell (2010) data set, did not recover subclades within ophthalmosauria clade.

Descending in taxonomic hierarchical levels, a main problematic topic is the nomination of genera and species. This is more significant, not for the use of ichthyosaur specialists, but for researchers working on marine tetrapods in general. As advanced ichthyosaurs are considered as a paradigm of the secondary adaptation of tetrapods to marine life, their species/genus name lists and occurrences are candidates as raw data in integrative analyses on paleobiological diversity, fauna turn-overs and major extinction patterns (e.g., Benson and Druckenmiller, 2014; Kelley and Pyenson, 2015). Accepting pragmatically the list presented here as species, the next step is reaching a certain agreement on genus names. A main long overdue conflict is related with two names: *Ophthalmosaurus* Seeley, 1874, and *Platypterygius* Huene, 1922. Species included in the two genera are consistently recovered forming paraphyletic groups. "*Platypterygius*" case is complicated as the type species is poorly known, its holotype was destroyed during WW II, and there are several nominal species and no clear consensus on which species must be included within the genus (e.g., McGowan and Motani, 2003; Kolb and Sander, 2009; Zamit, 2010; Maxwell and Kear, 2010; Fischer, 2012). On the other hand, *Ophthalmosaurus icenicus*, the type species of *Ophthalmosaurus* Seeley, is well known and has been the main focus of a detailed and outstanding revision (Kirton, 1983). "*Ophthalmosaurus*" *natans* (Marsh, 1879), the other operative "*Ophthalmosaurus*" taxonomical unit and type species of *Baptanodon* Marsh, 1880, is also well known based on well preserved skull and postcranial materials, including the holotype (Massare *et al.*, 2014). All recent phylogenetic analyses (Figs. 1, 4) failed in finding *Ophthalmosaurus icenicus* + "*O. natans*" as monophyletic so we find no reason to keep the last name combination instead of using *Baptanodon natans* (Marsh, 1879). In this way, a bit of confusion is avoided for non ichthyosaur specialist when using taxonomic lists.

## CONCLUSIONS

In the light of the last decade discoveries and knowledge expansion, the conception of ophthalmosaurids as the youngest members of a declining lineage must be abandoned. However, from the brief survey provided herein several topics arise as not yet satisfactorily resolved, such as species known only by their holotype, the absence of Valanginian records identified at species level, and the lack of consensus on internal relationships of ophthalmosaurids. On the other hand, we are at a turning point in which morphological diversity knowledge is more compelling than taxonomic knowledge. Several ophthalmosaurid species are only known by their holotypes; nevertheless, morphological disparity among them and the other species allow distinguishing them as separate taxonomic units. Even considering that some names could eventually become synonyms, nomination of them as species avoid the risk of oversimplification –for non ichthyosaur specialists– using taxonomic lists for broad scale paleodiversity analyses. New fieldworks should fill the gaps in the fossil records and eventually help to test actual hypotheses on the species and genus delimitation and on internal relationships of ophthalmosaurid clade.

## ACKNOWLEDGMENTS

This contribution is dedicated to a great leader of the Vertebrate Paleontology of South America, Prof. Dr. Zulma Gasparini. M.F. specially wants to thank Zulma for her warmly and constant support and advice not only as a Professor but, principally, as a human being during her carrier. This research was partially supported by the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICTs 2012-0748), CONICET (PIP 0433), and Programa de Incentivos N749, UNLP, Argentina. We are grateful to the reviewers (V. Fischer, and M. Griffin), for their comments greatly improved the quality of this paper.

## REFERENCES

- Andrews, C.W. 1910. *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay*. Part I. British Museum (Natural History), London, 205 p.
- Arkhangelsky, M.S. 1998. On the ichthyosaurian genus *Platypterygius*. *Paleontological Journal* 32: 611–615.
- Arkhangelsky, M.S. 2001. On a new ichthyosaur of the genus *Otschevia* from the Volgian Stage of the Volga Region near Ul'yanovsk. *Paleontological Journal* 35: 629–634.
- Arkhangelsky, M.S., and Zverkov, N.G. 2014. On a new ichthyosaur of the genus *Undorosaurus*. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 318: 187–196.
- Bardet, N., and Fernández, M. 2000. A new ichthyosaur from the Upper Jurassic lithographic limestones of Bavaria. *Journal of Paleontology* 74: 503–511.

- Baur, G. 1887. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *American Naturalist* 21: 837–840.
- Bebber, D.P., Polaszek, A., Wood, J.R., Barker, C., and Scotland, R.W. 2014. Taxonomic capacity and author inflation. *New Phytologist* 202: 741–742.
- Benson, R.B., and Druckenmiller, P.S. 2014. Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. *Biological Reviews* 89: 1–23.
- Boulenger, G.A. 1904. On new species of ichthyosaur from Bath. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1904–1: 424–426.
- Broili, F. 1907. Ein neuer *Ichthyosaurus* aus der norddeutschen Kreide. *Palaeontographica* 54: 139–162.
- Buchy, M.-C. 2010. First record of *Ophthalmosaurus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Tithonian (Upper Jurassic) of Mexico. *Journal of Paleontology* 84: 149–155.
- Carter, J. 1846. On the occurrence of a new species of *Ichthyosaurus* in the Chalk in the neighbourhood of Cambridge. *Report of the British Association for the Advancement of Science* 15: 60.
- Cracraft, J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. *Biology and Philosophy* 2: 329–346.
- Crisci, J.V. 1977. Clasificación biológica: naturaleza, objetivos, fundamentos. *Obra del Centenario del Museo de La Plata* 3: 51–61.
- De Queiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56: 879–886.
- Druckenmiller, P.S., and Maxwell, E.E. 2010. A new Lower Cretaceous (lower Albian) ichthyosaur genus from the Clearwater Formation, Alberta, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 47: 1037–1053.
- Druckenmiller, P.S., and Maxwell, E.E. 2014. A Middle Jurassic (Bajocian) ophthalmosaurid (Reptilia, Ichthyosauria) from the Tuxedni Formation, Alaska and the early diversification of the clade. *Geological Magazine* 151: 41–48.
- Druckenmiller, P.S., Hurum, J.H., Knutsen, E.M., and Nakrem, H.A. 2012. Two new ophthalmosaurids (Reptilia: Ichthyosauria) from the Agardhfjellet Formation (Upper Jurassic: Volgian/Tithonian), Svalbard, Norway. *Norwegian Journal of Geology* 92: 311–339.
- Efimov, V.M. 1999. A new family of Ichthyosaurs, the Undorasauridae fam.nov. from the Volgian Stage of the European part of Russia. *Paleontological Journal* 33: 174–181.
- Fernández, M.S. 1997. A new ichthyosaur from the Tithonian (Late Jurassic) of the Neuquén Basin (Argentina). *Journal of Paleontology* 71: 479–484.
- Fernández, M.S. 1999. A new ichthyosaur from the Los Molles Formation (early Bajocian), Neuquén basin, Argentina. *Journal of Paleontology* 73: 677–681.
- Fernández, M.S. 2003. Ophthalmosauria (Ichthyosauria) forefin from the Aalenian–Bajocian boundary of Mendoza Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 691–694.
- Fernández, M.S., and Maxwell, E.E. 2012. The genus *Arthropterygius* Maxwell (Ichthyosauria: Ophthalmosauridae) in the Late Jurassic of the Neuquén Basin, Argentina. *Geobios* 45: 535–540.
- Fernández, M.S., and Talevi, M. 2014. Ophthalmosaurian (Ichthyosauria) records from the Aalenian–Bajocian of Patagonia (Argentina): an overview. *Geological Magazine* 151: 49–59.
- Fischer, V. 2012. New data on the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* and its implications for the validity of the genus. *Acta Palaeontologica Polonica* 57: 123–134.
- Fischer, V., Appleby, R.M., Naish, D., Liston, J., Riding, J.B., Brindley, S., and Godefroit, P. 2013. A basal thunnosaurian from Iraq reveals disparate phylogenetic origins for Cretaceous ichthyosaurs. *Biology Letters* 9: 20130021. Doi: 10.1098/rsbl.2013.0021
- Fischer, V., Arkhangelsky, M.S., Naish, D., Stenshin, I.M., Uspensky, G.N., and Godefroit, P. 2014a. *Simbirskiasaurus* and *Perushovisaurus* reassessed: implications for the taxonomy and cranial osteology of Cretaceous platypterygiine ichthyosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 111: 822–841.
- Fischer, V., Arkhangelsky, M.S., Uspensky, G.N., Stenshin, I.M., and Godefroit, P. 2014b. A new Lower Cretaceous ichthyosaur from Russia reveals skull shape conservatism within Ophthalmosaurinae. *Geological Magazine* 151: 60–70.
- Fischer, V., Bardet, N., Guiomar, M., and Godefroit, P. 2014c. High diversity in Cretaceous ichthyosaurs from Europe prior to their extinction. *PLoS ONE* 9: e84709. Doi:10.1371/journal.pone.0084709
- Fischer, V., Clément, A., Guiomar, M., and Godefroit, P. 2010. The first definite record of a Valanginian ichthyosaur and its implications on the evolution of post-Liassic Ichthyosauria. *Cretaceous Research* 32: 155–163.
- Fischer, V., Masera, E., Arkhangelsky, M.S., and Godefroit, P. 2011. A new Barremian (Early Cretaceous) ichthyosaur from western Russia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1010–1025.
- Fischer, V., Maisch, M.W., Naish, D., Kosma, R., Liston, J., Joger, U., Krüger, F.J., Pardo Pérez, J., Tainsh, J., and Appelby, R.M. 2012. New ophthalmosaurid ichthyosaurs from the European lower Cretaceous demonstrate extensive ichthyosaur survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. *PLoS ONE* 7: e29234. Doi:10.1371/journal.pone.0029234
- Hampe, O. 2005. Considerations on a *Brachauchenius* skeleton (Pliosauroidae) from the lower Paja Formation (late Barremian) of Villa de Leyva area (Colombia). *Fossil record* 8: 37–51.
- Huene, F. v. 1922. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B: 22–29.
- Huene, F. v. 1927. Beitrag zur Kenntnis mariner mesozoischer Wirbeltiere in Argentinien. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* B: 22–29
- Isaac, N.J., Mallet, J., and Mace, G.M. 2004. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 464–469.
- Kelley, N.P., and Pyenson, N.D. 2015. Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene. *Science* 348: aaa3716–1–aaa37161–7.
- Kirton, A.M. 1983. [A review of British Upper Jurassic ichthyosaurs. Ph.D. Thesis, University of Newcastle upon Tyne, Newcastle upon Tyne, United Kingdom, 239 p. Unpublished.].
- Kolb, C., and Sander, P.M. 2009. Redescription of the ichthyosaur *Platypterygius hercynicus* (Kuhn 1946) from the Lower Cretaceous of Salzgitter (Lower Saxony, Germany). *Palaeontographica Abteilung* 288: 151–192.
- Kuhn, O. 1946. Ein skelett von *Ichthyosaurus hercynicus* n. sp. aus dem Aptien von Gitter. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft Bamberg* 29: 69–82.
- Lingham-Soliar, T. 2003. Extinction of ichthyosaurs: a catastrophic or evolutionary paradigm? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 228: 421–452.
- Maisch, M.W., and Matzke, A.T. 2000. The Ichthyosauria. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 298: 1–159.
- Marsh, O.C. 1879. A new order of extinct reptiles (Sauranodonta) from the Jurassic Formation of the Rocky Mountains. *American*



- Journal of Science, Series 3*, 17: 85–86.
- Massare, J.A., Wahl, W.R., Ross, M., and Connely, M.V. 2014. Palaeoecology of the marine reptiles of the Redwater Shale Member of the Sundance Formation (Jurassic) of central Wyoming, USA. *Geological Magazine* 151: 167–182.
- Maxwell, E.E. 2010. Generic reassignment of an ichthyosaur from the Queen Elizabeth Islands, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 403–415.
- Maxwell, E.E., and Caldwell, M.W. 2006. A new genus of ichthyosaur from the Lower Cretaceous of Western Canada. *Palaeontology* 49: 1043–1052.
- Maxwell, E.E., and Kear, B.P. 2010. Postcranial anatomy of *Platypterygius americanus* (Reptilia: Ichthyosauria) from the Cretaceous of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1059–1068.
- McCoy, F. 1867. On the occurrence of *Ichthyosaurus* and *Plesiosaurus* in Australia. *Annals and Magazine of Natural History, Third Series* 19: 355–356.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 334 p.
- McGowan, C. 1976. The description and phenetic relationships of a new ichthyosaur genus from the Upper Jurassic of England. *Canadian Journal of Earth Sciences* 13: 668–683.
- McGowan, C. 1997. The taxonomic status of the Late Jurassic ichthyosaur *Grendelius mordax*: a preliminary report. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 428–430.
- McGowan, C., and Motani, R. 2003. *Handbook of Paleoherpetology, Part 8 Ichthyopterygia*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich, 175 p.
- Motani, R. 1999. Phylogeny of the Ichthyopterygia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 473–496.
- Nace, R.L. 1939. A new ichthyosaur from the Upper Cretaceous Mowry Formation of Wyoming. *American Journal of Science* 237: 673–686.
- Ochev, V.G., and Efimov, V.M. 1985. A new genus of Ichthyosaur from the Ul'Yanovsk area of the Povolzh'ye Region. *Paleontological Journal* 4: 87–91.
- Páramo, M.E. 1997. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 6: 1–12.
- Pardo Pérez, J.M., Frey, E., Stinnesbeck, W., and Rivas, L. 2011. Early Cretaceous ichthyosaurs from the Tyndall Glacier in Torres Del Paine National Park, southernmost Chile. *72nd Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology* (Las Vegas), Abstracts: 171.
- Roberts, A.J., Druckenmiller, P.S., Sætre G-P., Hurum, J.H. 2014. A new Upper Jurassic ophthalmosaurid ichthyosaur from the Slottsmøya Member, Agardhfjellet Formation of Central Spitsbergen. *PLoS ONE* 9: e103152. Doi:10.1371/journal.pone.0103152.
- Russell, D.A. 1993. Jurassic marine reptiles from Cape Grassy, Melville Island, Arctic Canada. The Geology of Melville Island, Arctic Canada. *Geological Survey of Canada Bulletin* 450: 195–201.
- Sander, P.M. 2000. The Ichthyosauria: their diversity, distribution, and phylogeny. *Paläontologische Zeitschrift* 74: 1–35.
- Seeley, H.G. 1874. On the pectoral arch and forelimb of *Ophthalmosaurus*, a new ichthyosaurian genus from the Oxford Clay. *Quarterly journal of the Geological Society of London* 30: 696–707.
- Silcox, M.T. 2014. A pragmatic approach to the species problem from a paleontological perspective. *Evolutionary Anthropology* 23: 24–26.
- Stinnesbeck, W., Frey, E., Rivas, L., Pérez, J.P., Cartes, M.L., Soto, C.S., and Lobos, P.Z. 2014. A Lower Cretaceous ichthyosaur graveyard in deep marine slope channel deposits at Torres del Paine National Park, southern Chile. *Geological Society of America Bulletin*: 1317–1339.
- Vences, M., Guayasamin, J.M., Miralles, A., and De La Riva, I. 2013. To name or not to name: Criteria to promote economy of change in Linnaean classification schemes. *Zootaxa* 3636: 201–244.
- Wagner, A. 1853. Die Characteristic einer neuen Art von *Ichthyosaurus* aus den lithographischen Schiefer und eines Zahnes von *Polyptychodon* aus dem Grünsandsteine von Kelheim. *Bulletin der königliche Akademie der Wissenschaft, Gelehrte Anzeigen* 3: 25–35.
- Zachos, F.E. 2013. Species splitting puts conservation at risk. *Nature* 494: 35.
- Zachos, F.E. 2015. Taxonomic inflation, the Phylogenetic Species Concept and lineages in the Tree of Life—a cautionary comment on species splitting. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53: 180–184.
- Zammit, M. 2010. A review of Australasian ichthyosaurs. *Alcheringa* 34: 281–292.
- Zammit, M. 2012. Cretaceous Ichthyosaurs: Dwindling Diversity, or the Empire Strikes Back? *Geosciences* 2: 11–24.
- Zverkov, N.G., Arkhangelsky, M.S., Pérez, J.P., and Beznosov, P.A. 2015. On the Upper Jurassic ichthyosaur remains from the Russian North. *Proceedings of the Zoological Institute RAS* 319: 81–97.

Recibido: 15 de junio 2015

Aceptado: 25 de septiembre 2015

# AVANCES EN EL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES ESCAMOSOS FÓSILES CONTINENTALES DE AMÉRICA DEL SUR

ADRIANA M. ALBINO<sup>1</sup> Y SANTIAGO BRIZUELA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, B7602AYJ Mar del Plata, Argentina.

aalbino@mdp.edu.ar; brizuela@mdp.edu.ar

**Resumen.** Los escamosos conforman un exitoso grupo de reptiles que incluye más de 9.600 especies actuales. Su evolución en América del Sur, escasamente ilustrada por un registro fósil incompleto y episódico, es consecuencia de la compleja historia geológica y paleoclimática de esta parte del mundo. El registro del Mesozoico está concentrado principalmente en Argentina y Brasil, con menor presencia en Bolivia. Los principales clados de reptiles escamosos (Iguania y Scleroglossa) aparecen en el registro durante el Cretácico, donde las serpientes eran comunes y diversas, con algunas de las más primitivas formas terrestres. Los escamosos del Paleógeno y Neógeno provienen principalmente de Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Perú y Venezuela. Los lagartos eran poco comunes en el Paleógeno pero las serpientes muestran una importante diversidad que incluye al menos dos boideos actuales (*Boa* y *Corallus*) y formas extintas. El Mioceno es especialmente relevante ya que se reconocen por primera vez algunos géneros actuales de Iguanidae (*Liolaemus*, *Pristidactylus*), Teiidae (*Tupinambis*) y otros Boidae (*Eunectes*, probablemente *Epicrates*), aunque también existen géneros extintos. La primera ocurrencia de Colubridae corresponde al Mioceno temprano, mientras que los Scolecophidia aparecen en el registro durante el Mioceno medio y los Viperidae en el Mioceno tardío. El más antiguo Amphisbaenia sudamericano es registrado en el Plioceno y los primeros Gekkonidae, Anguidae y Elapidae son del Pleistoceno. La mayoría de los escamosos del Pleistoceno y Holoceno corresponden a géneros actuales, incluyendo algunas especies vivientes.

**Palabras clave.** Lagartos. Anfisbenios. Serpientes. Mesozoico. Cenozoico. América del Sur.

**Abstract .** ADVANCES IN THE KNOWLEDGE OF THE CONTINENTAL FOSSIL SQUAMATE REPTILES OF SOUTH AMERICA. The squamates are a successful group of reptiles which includes more than 9,600 extant species. Their evolution in South America, scarcely illustrated by the incomplete and episodic fossil record, is a consequence of the complex geological and paleoclimatic history of this part of the world. The Mesozoic squamate record is concentrated in Argentina and Brazil, with less presence in Bolivia. Both major squamate clades (Iguania and Scleroglossa) are present during the Cretaceous, where snakes were common and diverse, involving some of the most primitive terrestrial forms. Paleogene and Neogene squamates were mainly recorded in Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Peru, and Venezuela. Lizards were uncommon in Paleogene deposits but snakes showed an important diversity which included at least two extant boid snakes (*Boa* and *Corallus*) and extinct forms. The Miocene is especially relevant because of the first recognition of some extant genera of Iguanidae (*Liolaemus*, *Pristidactylus*), Teiidae (*Tupinambis*), and other Boidae (*Eunectes*, probably *Epicrates*), although extinct genera were also present. First occurrence of Colubridae is from the early Miocene, whereas Scolecophidia appeared in the middle Miocene, and Viperidae in the late Miocene. The earliest Amphisbaenia of South America is recorded in the Pliocene, and the earliest Gekkonidae, Anguidae and Elapidae come from the Pleistocene. Most Pleistocene and Holocene squamate remains correspond to living genera, including some extant species.

**Key words.** Lizards. Amphisbaenians. Snakes. Mesozoic. Cenozoic. South America.

SQUAMATA es el clado más diverso de reptiles terrestres modernos, incluyendo más de 9.600 especies vivientes de lagartos, anfisbenios y serpientes distribuidas en todos los continentes excepto la Antártida (Uetz y Hošek, 2015). Aunque su registro fósil proporciona evidencia de su historia evolutiva y radiación, aún es muy incompleto y parcial, en particular en América del Sur. Los restos, que corresponden tanto a grupos extintos como vivientes, provienen principalmente de ensambles de microvertebrados en los cuales

se conservan en forma fragmentaria y disgregada. Hasta fines del siglo pasado, los resúmenes más completos sobre el registro sudamericano de reptiles escamosos se encontraban en las recopilaciones de Gasparini y Báez (1975), Báez y Gasparini (1977, 1979), Estes y Báez (1985) y Gasparini *et al.* (1986). Estos trabajos se basaron en un registro limitado, cronológicamente discontinuo y fundado principalmente en restos fragmentarios de fósiles colectados durante el siglo XIX y principios del siglo XX (Albino y Brizuela,

2014a). En este sentido, las identificaciones taxonómicas no estaban suficientemente fundamentadas y las descripciones no contenían elementos útiles para las mismas. Sin embargo, ya en esas contribuciones fue posible vislumbrar la importancia de este registro en interpretaciones sobre paleoclimas, origen y dispersión de los grupos, e incidencia de los cambios fisiográficos en la distribución de los taxones. Dichas recopilaciones fueron la base para trabajos posteriores en los cuales se efectuaron revisiones de materiales logrando nuevos resultados, identificaciones a niveles taxonómicos inferiores y discusiones sistemáticas bien fundamentadas (Albino, 1996a, 2007, 2011; Albino y Brizuela, 2014a). De esta manera, aunque la diversidad de escamosos en el pasado aparece como aún muy baja comparada con la diversidad actual, el registro proporciona información útil para reconstruir la historia evolutiva del grupo y explicar en gran parte el origen y la estructura de la herpetofauna sudamericana actual, tal como fue entendido anticipadamente en las recopilaciones mencionadas. En esta oportunidad creemos oportuno homenajear a la Dra. Zulma Gasparini, pionera en la paleoherpetología sudamericana, con la presentación de una síntesis actualizada del registro de escamosos fósiles sudamericanos a 40 años de su primera recopilación.

## REGISTRO SUDAMERICANO DE REPTILES ESCAMOSOS

Los Squamata componen un grupo integrado tradicionalmente por los "Sauria" o "Lacertilia" (lagartos), Serpentes u Ophidia (serpientes) y Amphisbaenia (anfisbenios). Los dos últimos son grupos monofiléticos, mientras que los lagartos constituyen una agrupación que ya desde los primeros trabajos cladísticos (*e.g.*, Estes *et al.*, 1988) se reconoce como parafilética. Por razones históricas se denomina lagartos a todos aquellos escamosos que no son serpientes ni anfisbenios; por tal motivo, en este trabajo, se los trata conjuntamente.

El registro de escamosos sudamericanos se presenta detalladamente en trabajos recientes (Albino, 1996a, 2007, 2011; Albino y Brizuela, 2014a), de manera que en esta contribución se expone un panorama más general. Las citas y discusiones específicas pueden ser extraídas de los trabajos mencionados.

### Los lagartos

Aunque se estima que los escamosos se habrían originado en algún momento durante el Triásico, en América del Sur los primeros registros son del Cretácico de Brasil y Argentina, e incluyen formas de lagartos de relaciones sistemáticas no del todo resueltas como *Olindalacerta brasiliensis*, *Tijubina ponteii* y *Calanguban alamoi* (Evans y Yabumoto, 1998; Simões, 2012; Simões *et al.*, 2015a) y otras que representan a las principales líneas evolutivas, *Scleroglossa* e *Iguania* (Apesteguía *et al.*, 2005; Brizuela y Albino, 2011; *Brasiliguana prudentis* Nava y Martinelli, 2011; *Gueragama sulamericana* Simões *et al.*, 2015b). En particular, en Brasil se registra la especie *Pristiguana brasiliensis* que fue originalmente considerada como un iguánido (Estes y Price, 1973), pero recientemente reconocida en un grupo junto con *Huehuecuetzpalli mixtecus* de México, constituyendo el grupo hermano de los *Iguania* (Daza *et al.*, 2012).

Con respecto al Cenozoico, se advierte que el registro es pobre en el Paleógeno pero abundante en el Neógeno (Albino y Brizuela, 2014a). Los restos más antiguos provienen del Paleoceno temprano de Bolivia, confirmándose la presencia temprana de iguánidos (Rage, 1991), pero la mayor riqueza proviene del yacimiento de São José de Itaboraí de Brasil (Eoceno temprano). Según resultados no publicados sobre esta fauna (Carvalho, 2001) los principales linajes de escamosos (Gekkota, Scincomorpha y Anguimorpha) ya estaban presentes en el Paleógeno sudamericano. Además, la confirmación de la presencia de una forma extinta de Teiidae Tupinambinae, *Lumbrerasaurus scagliai*, en el Eoceno temprano de Argentina (Donadío, 1985; Brizuela y Albino, 2015), indica que esta familia ya entonces se encontraba diversificada en sus dos subfamilias, concordando con un posible origen en el Cretácico–Paleoceno, como lo proponen datos moleculares (Giugliano *et al.*, 2007). Con respecto al Oligoceno, recientemente se reconoció un Iguanidae y especialmente un posible Iguaninae, el cual sugiere que el grupo tenía una distribución más extensa que la actual, alcanzando el norte de la Patagonia (Albino y Brizuela, 2014b).

La escasez del registro Paleógeno contrasta con la abundancia de lagartos recuperados en el Neógeno. Se encuentran bien representados los iguánidos y los teidos, mientras que otros grupos son más escasos (Gekkonidae, Anguidae) o dudosos (Scincidae). Entre los materiales del

Mioceno de Argentina, Colombia, Perú y Brasil se reconocen miembros de Iguanidae (Estes, 1961; Sullivan y Estes, 1997; Hsiou *et al.*, 2007). Parte de estos corresponden a los registros más antiguos de géneros vivientes (*Liolaemus*, *Pristidactylus*; Albino, 2008). Se destaca que el género de iguánido extinto *Erichosaurus*, que fuera descrito por Ameghino (1899), actualmente se considera inválido (FERNICOLA y Albino, 2012). Recientemente también se ha reconocido la presencia de Iguanidae para el Plioceno de Argentina, entre los cuales hay formas todavía indeterminadas, además de *Liolaemus* y el extinto *Uquiasaurus heptanodonta*, forma basal a los tropidúridos actuales (Brizuela *et al.*, 2011; Daza *et al.*, 2012; Brizuela y Cruz, 2013). Para el Pleistoceno y Holoceno hay citas de iguánidos en Ecuador, Argentina, Brasil y Chile, entre los cuales se reconoce *Liolaemus*, *Leiosaurus*, *Tropidurus*, *Polychrus* y cf. *Enyalius* (Hoffstetter, 1970; Van Deventer, 1977; Albino, 2005; Núñez *et al.*, 2005; Camolez y Zaher, 2010; Agnolín y Jofré, 2011; Hsiou *et al.*, 2012). Más recientes son los hallazgos de *Liolaemus* en sitios arqueológicos de la Argentina (Albino y Kligmann, 2007; Albino y Franco, 2011).

Los teidos tupinambinos tienen un registro Neógeno más completo que abarca Argentina, Colombia, Perú, Brasil, Uruguay y Bolivia, en particular del género actual *Tupinambis*, pero también del extinto *Paradracaena* y un representante extinto de *Callopistes* (*C. bicuspidatus*) (Hoffstetter, 1963, 1968; Chani, 1976; Estes, 1983; Sullivan y Estes, 1997; Ubilla y Perea, 1999; Brizuela y Albino, 2004, 2008a,b, 2012a,b; Albino *et al.*, 2006, 2009, 2013; Hsiou *et al.*, 2009; Pujos *et al.*, 2009; Brizuela, 2010; Bolet y Evans, 2011). Es notable que en el Mioceno de Patagonia los teidos tupinambinos alcanzaran latitudes mayores a los 40° S, donde actualmente no se encuentran, indicando condiciones climáticas más benignas. El registro de *Callopistes* en el Mioceno–Plioceno de la costa atlántica de Argentina se destaca ya que el género se encuentra actualmente limitado a zonas áridas transandinas, desde Ecuador a Chile. Varios de los registros mencionados fueron originalmente asignados a especies extintas (Ameghino, 1893; Rovereto, 1914; Kraglievich, 1947; Hsiou, 2007), pero estudios recientes no han logrado sostener la validez de las mismas (Brizuela, 2010; Brizuela y Albino, 2008a, 2012b) o han sido puestas en duda (Scanferla *et al.*, 2009). Restos de *Tupinambis* también proceden

del Pleistoceno–Holoceno de Brasil y Argentina. Algunos de estos restos fueron recuperados de sitios arqueológicos (véase Albino y Albino, 2004; Camolez y Zaher, 2010) y, en al menos uno, los restos presentan evidencia de uso antrópico (Quintana *et al.*, 2000, 2004).

El registro de los teidos de la subfamilia Teiinae es menos abundante, con reportes en Brasil, Ecuador y Argentina. Se reconoce Cnemidophorinae desde el Mioceno tardío (Albino *et al.*, 2013) y para el Pleistoceno y Holoceno se identifican restos de los actuales "*Ameiva*", "*Cnemidophorus*", *Dicrodon* y *Teius* (Hoffstetter, 1970; Estes, 1983; de Queiroz, 2004; Albino, 2005; Camolez y Zaher, 2010; Hsiou *et al.*, 2012; Brizuela y Cruz, 2013).

Los restantes grupos de lagartos tienen un registro fósil mucho más pobre. Los Gekkota están representados solo por el género *Homonota* desde el Pleistoceno de Argentina (Albino, 2005; Angolín y Jofré, 2011). Los ánguidos, con los géneros *Ophiodes* y *Diploglossus* están en el Pleistoceno de Argentina y Brasil, respectivamente (Camolez y Zaher, 2010; Brizuela *et al.*, 2015). Los escíncidos tienen una única cita dudosa de un sitio arqueológico de la Argentina (Rodríguez Loredó, 1998).

### Los anfisbenios

Este grupo tiene su registro más antiguo en América del Sur en el Plioceno de Argentina, con el género *Amphisbaena* (Brizuela y Albino, 2012b), aunque Hsiou *et al.* (2007) citan la posible presencia de un anfisbénido en el Mioceno de Brasil. Otros materiales de anfisbénidos fueron recuperados en Argentina, Bolivia y Brasil (Hoffstetter, 1968; Gans y Montero, 1998; Torres y Montero, 1998; de la Fuente, 1999; Scanferla *et al.*, 2006; Brizuela, 2010; Camolez y Zaher, 2010; Agnolín y Jofré, 2011), gran parte de los cuales se asignan al género *Amphisbaena*, aunque también se han reportado restos de *Anops* y *Leposternon*. Algunos registros de *Amphisbaena* provienen de sitios arqueológicos de Argentina y representarían un uso ritual-ceremonial (Tobisch *et al.*, 2005; Albino y Kligmann, 2009).

### Las serpientes

Los recientes estudios sobre especímenes del Jurásico de Estados Unidos de Norte América, Portugal y Reino Unido indican que la diversificación y radiación geográfica



más antigua de las serpientes habría ocurrido al menos desde el Jurásico medio (Caldwell *et al.*, 2015). Los fósiles de este clado son comunes y diversos en depósitos de América del Sur desde el Cretácico, incluyendo algunas de las formas más primitivas de serpientes terrestres como *Najash rionegrina*, *Dinilysia patagonica*, los extintos Madtsoiidae con *Alamitophis*, *Patagoniophis* y *Rionegrophis* y el probable "anilioideo" *Australophis anilioides* (Albino, 1986, 1994, 1996a, 2000, 2007, 2011; Martinelli y Forasiepi, 2004; Apesteguía y Zaher, 2006; Gómez *et al.*, 2008; Zaher *et al.*, 2009; Albino y Brizuela, 2014a). Además, en Brasil se ha reconocido una serpiente primitiva de relaciones inciertas, *Seismophis septentrionalis* (Hsiou *et al.*, 2014), mientras que en Bolivia se ha recuperado un posible madtsoideo (Gayet *et al.*, 2001). Esta diversidad sería producto de una importante diversificación de serpientes terrestres en territorios de Gondwana.

Con respecto al Cenozoico, las más antiguas serpientes del Paleógeno sudamericano proceden del Paleoceno de Bolivia, donde se identifica un "anilioideo" indeterminado, al menos dos géneros de boideos, un madtsoideo o boideo, un tropidófidio y el macrostomado derivado *Kataria anisodonta* (de Muizon *et al.*, 1983; Rage, 1991; Scanferla *et al.*, 2013). Rage (1981) también menciona la presencia de *Coniophis* en Perú. Además, un boideo de tamaño excepcionalmente grande (alrededor de 13 m de longitud) procede de Colombia, *Titanoboa cerrejonensis* (Head *et al.*, 2009). El registro de serpientes del Eoceno se vuelve más significativo, especialmente el proveniente del yacimiento de São José de Itaboraí de Brasil (Eoceno temprano), donde se han identificado restos de *Coniophis* cf. *C. precedens*, el "anilioideo" *Hoffstetterella brasiliensis*, el madtsoideo *Madtsoia camposi*, los boideos *Waincophis pressulus*, *W. cameratus* y *Corallus priscus* (Boinae) y *Hechtophis austrinus* (Boidae *incertae sedis*), y los boideos *Paraungaliophis pricei* (Ungaliophiinae), *Itaboraiphis depressus* y *Paulacoutophis perplexus* (Booidea *incertae sedis*), y posiblemente un Caenophidia (Russellophiidae) (Albino, 1990; Rage, 1998, 2001, 2008). El registro de *Corallus* es el más antiguo para este género viviente. En la Argentina, el Eoceno incluye formas de serpientes de tamaño gigantesco, como *Madtsoia* con *M. bai* (Simpson, 1933, 1935; Hoffstetter, 1959; Albino, 1993) y el boideo *Chubutophis grandis* (Boinae, Albino, 1993). También se reconocen boideos de tamaños medianos, incluyendo el registro más

antiguo del género actual *Boa* (Albino, 1993, 2011, 2012; Albino y Carlini, 2008), y boideos de tamaños pequeños como *Waincophis australis* (Boinae, Albino, 1987). En Ecuador se registra una serpiente marina paleófila (Hoffstetter, 1958). Para el Oligoceno se ha citado recientemente el más joven madtsoideo registrado en América del Sur (probable *Madtsoia*, Albino y Brizuela, 2014b).

A partir del Mioceno se advierte claramente un importante cambio en la composición de la ofidiofauna patagónica, caracterizada por la presencia de boideos de mucho menor tamaño que los del Paleógeno, como los extintos *Waincophis* y *Gaimanophis*, además de la aparición de los primeros colúbridos (Albino, 1996b,c; Fernicola y Albino, 2012). El menor tamaño de estos boideos estaría relacionado con un decrecimiento de las temperaturas medias, lo cual es consistente con los cambios en las temperaturas globales reportados para esta época (Zachos *et al.*, 2001). Sin embargo, es notable que aún entonces los boideos habitaran más allá de los 34° de latitud sur que es su límite actual de distribución (Albino y Brizuela, 2014a).

Aparte de los de Patagonia, los depósitos miocenos de Colombia, Venezuela, Brasil y la región pampeana de Argentina han provisto interesantes restos de serpientes. Entre estos materiales se reconoce el primer escolecofidio de América del Sur, la forma basal de aletinofidio extinto *Colombophis*, el boideo viviente *Eunectes* aff. *Epicrates* sp., *Waincophis* sp. y colúbridos y vipéridos indeterminados (Estes, 1961, 1983; Hoffstetter y Rage, 1977; Hecht y LaDuke, 1997; Albino y Montalvo, 2006; Head *et al.*, 2006; Hsiou y Albino, 2009, 2010a; Hsiou *et al.*, 2009, 2010). Los hallazgos de *Eunectes* y *Epicrates* son los más antiguos para estos géneros vivientes. El único boideo extinto hallado en el Mioceno tardío sudamericano es *Waincophis*, lo cual implica la supervivencia del mismo desde el Eoceno temprano hasta el Mioceno tardío. Los vipéridos, con el registro más antiguo de la familia en América del Sur en el Mioceno tardío, sugieren que ingresaron previamente al cierre definitivo del Istmo de Panamá (Albino y Montalvo, 2006). También en la provincia de Buenos Aires se han recuperado materiales de boideos, colúbridos y vipéridos del Mioceno y Plioceno (Albino, 1989, 1992; Albino y Quintana, 1992; Albino y Montalvo, 2006; Albino y Carlini, 2008; Albino *et al.*, 2013).

Ya para el Pleistoceno y Holoceno la mayoría de los restos fósiles de serpientes de América del Sur pueden ser asignados a formas vivientes. Este registro, proveniente principalmente de Argentina y Brasil, pero también de Colombia y Venezuela, incluye Boidae, "Colubridae" y Viperidae (Porta, 1965; Albino, 1995, 1999, 2001; Albino *et al.*, 2002; Scanferla y Nenda, 2005; Scanferla *et al.*, 2005, 2009; Scanferla, 2006; Head *et al.*, 2006; Albino y Carlini, 2008; Camolez y Zaher, 2010; Hsiou y Albino, 2010a,b). Se pueden reconocer los géneros actuales *Boa*, *Corallus*, *Epicrates*, *Eunectes*, *Clelia*, *Boiruna*, *Lystrophis*, *Philodryas*, *Mastigodryas*, *Chironius*, *Pseustes*, *Tantilla*, *Helicops*, *Synophis*, *Bothrops* y *Crotalus*. Finalmente, los Elapidae solo han sido identificados en el Pleistoceno de Brasil (Camolez y Zaher, 2010).

## CONCLUSIONES

En territorio sudamericano los sedimentos paleontológicamente más productivos en materiales de escamosos se concentran en la región meridional, aunque la diversidad actual es mucho mayor en los ambientes tropicales del norte. La evolución paleoclimática, que incluyó grandes modificaciones especialmente en las altas latitudes, sugiere que el registro documentado hasta el presente es solo una pequeña muestra de la composición herpetológica en el pasado. De este modo, es dificultoso extraer conclusiones generalizadas sobre la evolución de los escamosos en América del Sur teniendo en consideración el incompleto y episódico registro fósil y la compleja historia geológica y paleoclimática del territorio. A pesar de estas limitaciones es posible trazar algunas explicaciones generales sobre la historia del grupo.

Durante el Cretácico, las condiciones cálidas y húmedas generalizadas habrían propiciado escenarios favorables para la diversificación temprana de los escamosos. En América del Sur, los dos mayores clados de lagartos (Iguania y Scleroglossa) ya estarían presentes, mientras que las serpientes estaban representadas por una variedad de formas terrestres primitivas y extintas de diversos tamaños. La conexión Cretácico–Paleógena entre el sur de Patagonia y el este de Australasia mediante la Península Antártica, habría permitido la continuidad en la distribución de las serpientes madtsoideas *Alamitophis* y *Patagoniophis* que se reencuentran en el Eoceno australiano.

Durante la mayor parte del Paleógeno, las condiciones climáticas tropicales extendidas de norte a sur habrían favorecido el gigantismo de algunas serpientes sudamericanas, como *Titanoboa* y los madtsoideos, los segundos con su último registro en el territorio en el Oligoceno tardío. Se advierte una gran diversidad de formas de serpientes y presumiblemente también de lagartos, incluyendo grupos que alcanzarían gran importancia en el registro sudamericano posterior como los teidos tupinambinos y las serpientes boideas, entre las cuales se reconocen al menos dos géneros actuales.

El Mioceno sudamericano se caracterizó por el desarrollo de una fauna diversa de escamosos, incluyendo la aparición de varios géneros actuales y géneros extintos exclusivos de la región. "Colubridae" y Viperidae se encuentran en territorio sudamericano antes del establecimiento del istmo de Panamá.

La fauna de escamosos del Mioceno indica que en el norte sudamericano los ambientes se caracterizaron por áreas abiertas forestadas a lo largo de los ríos, pantanos y lagos, bajo un clima estacional tropical seco-húmedo. Estas condiciones explicarían el desarrollo de una fauna compuesta por taxones que explotan este tipo de ambientes (*Tupinambis*, *Eunectes*, *Corallus*, *Epicrates*) así como formas extintas con preferencias ecológicas comparables (*Paradracaena*). El consecuente levantamiento de las cordilleras orientales y centrales de Colombia aumentó la aridez en el valle superior del río Magdalena determinando la extinción de algunos de estos taxones, mientras que la reducción del sistema del lago Pebas en Perú también coincidiría con la desaparición de ciertos géneros.

Comparado con la actualidad puede notarse que los cambios climáticos y ambientales ocurridos durante el Mioceno como consecuencia de las fases más intensas del levantamiento de los Andes, y que significó una importante disminución de las temperaturas y el aumento de la aridez, habrían afectado diferencialmente la fauna de escamosos de Patagonia. Mientras que los teidos tupinambinos, las serpientes boideas y los colúbridos retraen su distribución hacia el norte, los iguánidos experimentaron acontecimientos de vicarianza dando por resultado una importante diversificación a ambos lados de la Cordillera.

Durante el Mioceno más tardío y Plioceno algunos ele-

mentos aún se registran fuera de su actual área de distribución (el tupinambino *Callopiastes*, serpientes boideas).

La mayoría de los restos del Pleistoceno y Holoceno se pueden asignar a géneros vivientes, incluso especies actuales. Los cambios climáticos y ambientales ocurridos durante el Pleistoceno superior habrían dado lugar a cambios en los patrones distribucionales de algunas de estas formas, pero la composición de escamosos sudamericano ya estaría establecida en sus lineamientos generales.

## AGRADECIMIENTOS

En primera instancia deseamos agradecer a la Dra. Zulma Gasparini el haber contribuido a nuestra formación como paleoherpetólogos. Muchas gracias a Marta Fernández y Yanina Herrera por la iniciativa y por invitarnos a ser partícipes de este volumen.

## BIBLIOGRAFÍA

- Agnolín, F.L. y Jofré, G. 2011. Nuevos registros de Squamata (Reptilia) para el Pleistoceno superior del Norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Papéis Avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo* 51: 49–58.
- Albino, A.M. 1986. Nuevos Boidae Matsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). *IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 15–21.
- Albino, A.M. 1987. Un nuevo Boidae (Reptilia: Serpentes) del Eoceno temprano de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 24: 61–66.
- Albino, A.M. 1989. Primer registro de Colubridae (Reptilia: Serpentes) de Argentina (Edad Montehermosense s.l., Plioceno). *Ameghiniana* 25: 281–287.
- Albino, A.M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana* 27: 337–342.
- Albino, A.M. 1992. Primer registro de un Boidae (Reptilia: Serpentes) en el Plioceno de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Pesquisas* 10: 106–109.
- Albino, A.M. 1993. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): paleoecology and coevolution with mammals. *Historical Biology* 7: 51–69.
- Albino, A.M. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) del Cretácico tardío de Patagonia. *Pesquisas* 21: 58–63.
- Albino, A.M. 1995. Descripción del más antiguo Viperidae (Serpentes) de América del Sur. *Studia Geologica Salmanticensis* 31: 11–20.
- Albino, A.M. 1996a. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A 30. Dr. Friedrich Pfeil, Munich, p. 185–202.
- Albino, A.M. 1996b. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part I: the Booidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 199: 417–434.
- Albino, A.M. 1996c. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina) Part II: The Colubroidae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 200: 353–360.
- Albino, A.M. 1999. Serpientes del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío–Holoceno), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 36: 269–273.
- Albino, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247–253.
- Albino, A.M. 2001. Reptiles. En: D.L. Mazzanti y C.A. Quintana (Eds.), *Cueva Tixi: Cazadores y recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental. Tomo I. Geología, Paleontología y Zooarqueología*. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, p. 65–74.
- Albino, A.M. 2005. A late Quaternary lizard assemblage from the southern Pampean Region of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 185–191.
- Albino, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Indiana, p. 87–115.
- Albino, A.M. 2008. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (provincia del Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 45: 775–782.
- Albino, A.M. 2011. Evolution of Squamata reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 103: 441–457.
- Albino, A.M. 2012. First snake record from the Sarmiento Formation at La Gran Hondonada (Chubut Province, Argentina). *Ameghiniana* 49: 230–235.
- Albino, A.M. y Albino, R.H. 2004. Los Reptiles de los sitios arqueológicos de la Argentina y la bibliografía para su estudio. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (Nueva Serie)* 9: 1–16.
- Albino, A.M. y Brizuela, S. 2014a. An overview of the South American fossil squamates. *The Anatomical Record* 297: 349–368.
- Albino, A.M. y Brizuela, S. 2014b. First record of squamate reptiles from the Oligocene of South America. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 38: 412–421.
- Albino, A.M. y Carlini, A.A. 2008. First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology* 42: 82–88.
- Albino, A.M. y Kligmann, D.M. 2007. An accumulation of bone remains of two *Liolaemus* species (Iguanidae) in an Holocene archaeological site of the Argentine Puna. *Amphibia-Reptilia* 28: 154–158.
- Albino, A.M. y Kligmann, D.M. 2009. Inusual hallazgo de anfisbenas (Squamata, Amphisbaenidae) en un sitio arqueológico de Argentina. *Revista Española de Herpetología* 23: 99–106.
- Albino, A.M. y Franco, N.V. 2011. Lagartijas (Iguania: Liolaemidae) procedentes del sitio arqueológico Bi Aike 3 (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 39: 127–131.
- Albino, A.M. y Montalvo, C.I. 2006. Snakes from the Cerro Azul Formation (Upper Miocene), central Argentina, with a review of fossil viperids from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 581–587.
- Albino, A.M. y Quintana, C.A. 1992. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalalense y Uquiense (Plioceno tardío–Pleistoceno temprano?) de la provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 29: 125–133.
- Albino, A.M., Brizuela, S. y Montalvo, C.I. 2006. New *Tupinambis* remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. *Journal of Herpetology* 40: 206–213.
- Albino, A.M., Montalvo, C.I. y Brizuela, S. 2013. New Records of Squamates from the Upper Miocene of South America. *Journal of Herpetology* 47: 590–598.
- Albino, A.M., Quintana, C.A. y Valverde, F. 2002. La fauna herpetológica de los sitios arqueológicos de Argentina, con énfasis en la región pampeana. En: D.L. Mazzanti, M. Berón y F. Oliva (Eds.),

- Del Mar a los Salitrales, Diez mil Años de Historia Pampeana en el Umbral del Tercer Milenio*. Universidad Nacional de Mar del Plata y Sociedad Argentina de Antropología, Mar del Plata, p. 411–417.
- Albino, A.M., Tomassini, R. y Brizuela, S. 2009. Presencia del lagarto teiido *Tupinambis* en la Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 46: 177–178.
- Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozoico en la Formación Santacruceña de Patagonia austral. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 1: 75–84.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Segundo Censo Nacional de la República Argentina. Suplemento. Adiciones y Correcciones. *Obras Completas* 12: 706.
- Apesteguía, S. y Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037–1040.
- Apesteguía, S., Agnolín, F.L. y Lío, G.L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. *Comptes Rendus Palevol* 4: 311–315.
- Báez, A.M. y Gasparini, Z. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana* 14: 149–232.
- Báez, A.M. y Gasparini, Z. 1979. The South American herpetofauna: an evaluation of the fossil record. En: W.E. Duellman (Ed.), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas, p. 29–54.
- Bolet, A. y Evans, S.E. 2011. *Tupinambis* sp. from the Quaternary of Argentina: Undescribed specimens from old collections. En: J. Marigó, M. Pérez de los Ríos, R. Minwer-Barakat, A. Bolet y D. De Miguel (Eds.), *27<sup>th</sup> Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología y Simposios de los Proyectos PICG 587 y 596. Paleontología i Evolució, Memòria Especial* 5: 51–54.
- Brizuela, S. 2010. [*Los lagartos continentales fósiles de la Argentina (excepto Iguania)*]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 408 p. [Inédito].
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology* 38: 113–119.
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2008a. Re-evaluation of the type material of '*Diasemosaurus occidentalis*' Ameghino and '*Dibolosodon typicus*' Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 253–257.
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2008b. Tupinambine teiids from the middle Miocene of north-western Patagonia (Argentina). *Amphibia-Reptilia* 29: 425–431.
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2011. A Scincomorpha lizard from the Campanian of Patagonia. *Cretaceous Research* 32: 781–785.
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2012a. The teiid lizard *Tupinambis* in the Miocene–Pliocene of Córdoba and Entre Ríos provinces (Argentina). *Ameghiniana* 49: 262–266.
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2012b. Los reptiles escamosos del Plioceno de la costa Atlántica entre Mar del Plata y Miramar, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 14: 47–56.
- Brizuela, S. y Albino, A.M. 2015. First Tupinambinae teiid (Squamata, Teiidae) from the Palaeogene of South America. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. Doi: 10.1080/08912963.2014.993629.
- Brizuela, S., Albino, A.M. y Taglioretti, M.L. 2011. A probable Polychrotinae\* (Squamata: Iguania) lizard remain from the Mid–Upper Pliocene of the Atlantic coast of Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 48: 148–149R.
- Brizuela, S. y Cruz, L.E. 2013. Escamosos (Squamata) de la Formación Brochero, Plioceno, de la provincia de Córdoba (Argentina). *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 50: 9R–10R.
- Brizuela, S., Cenizo, M.M. y Tassara, D. 2015. Reptiles escamosos (Squamata) del Pleistoceno medio del Norte de la ciudad de Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 29: 41–50.
- Caldwell, M.W., Nydam, R.L., Palci, A. y Apesteguía, S. 2015. The oldest known snakes from the Middle Jurassic–Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature Communications* 6: 5996. Doi: 10.1038/ncomms6996.
- Camolez, T. y Zaher, H. 2010. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). *Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia Da Universidade de São Paulo* 41: 1–96.
- Carvalho, A.B. 2001. [*Estudo taxonomico dos 'lagartos' fósseis (Lepidosauria: Squamata) da bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), estado do Rio de Janeiro*]. Tesis Doctoral, Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio de Janeiro, 83 p. [Inédito].
- Chani, J.M. 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior de Argentina - *Callopiastes bicuspidatus* n. sp. *Revista Instituto Miguel Lillo* 1: 133–153.
- Daza, J.D., Abdala, V., Arias, J.S., García-López, D. y Ortiz, P. 2012. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the Late Pliocene of Northwestern Argentina. *Journal of Herpetology* 46: 104–119.
- de la Fuente, M.S. 1999. A review of the Pleistocene reptiles of Argentina: taxonomic and palaeoenvironmental considerations. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 109–136.
- de Muizon, C., Gayet, M., Lavenue, A., Marshall, L.G., Sigé, B. y Villarroel, C. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, South Central Bolivia. *Geobios* 16: 747–753.
- de Queiroz, A.N. 2004. Étude des vertébrés du site archéologique RS-Tq-58, Montenegro, RS, Brésil: aspects archéozoologiques et taphonomiques. En: G.L.M. Goñalons (Ed.), *Zoarchaeology of South America*. Archaeopress, Oxford, p. 153–176.
- Donadío, O.E. 1985. Un nuevo Lacertilio (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Formación Lumbrales (Eoceno temprano), Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 22: 221–228.
- Estes, R. 1961. Miocene Lizards from Colombia South America. *Breviora Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 143: 1–11.
- Estes, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. En: P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paläoherpétologie, Part 10a*. Gustav Fischer, Stuttgart, p. 1–249.
- Estes, R. y Báez, A.M. 1985. Herpetofauna of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: evidence of interchange? En: F.G. Stchli y S.B. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, p. 139–197.
- Estes, R. y Price, L.I. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science* 180: 748–751.
- Estes, R., de Queiroz, K. y Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. En: R. Estes, y G. Pregill (Eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families, Essays Commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford, p. 119–281.
- Evans, S.E. y Yabumoto, Y. 1998. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1198: 349–364.
- Fernicola, J.C. y Albino, A.M. 2012. Amphibians and squamate reptiles from the Santa Cruz Formation (late Early Miocene), Santa



- Cruz Province, Argentina: paleoenvironmental and paleobiological considerations. En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, New York, p. 129–137.
- Gans, C. y Montero, R. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brazil). *Steenstrupia* 24: 9–22.
- Gasparini, Z. y Baéz, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna Terciaria de la Argentina. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas*: 377–415.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M.S. y Donadio, O.E. 1986. Los Reptiles Cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *4<sup>to</sup> Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 119–130.
- Gayet, M., Marshall, L.G., Sempere, T., Meunier, F.J., Cappetta, H. y Rage, J.C. 2001. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169: 39–68.
- Giugliano, L.G., Garcia Collevatti, R. y Colli, G.R. 2007. Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 168–179.
- Gómez, R.O., Báez, A.M. y Rougier, G.W. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Research* 29: 481–488.
- Head, J.J., Sánchez Villega, M.R. y Aguilera, O.A. 2006. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 233–240.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly, P.D. y Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.
- Hecht, M.K. y LaDuke, T.C. 1997. Limbless tetrapods of the La Venta Fauna, Colombia. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 95–99.
- Hoffstetter, R. 1958. Un serpent marin du genre *Pterospheus* (*P. sheppardi* nov. sp.) dans l'Éocène Supérieur de l'Équateur (Amérique du Sud). *Bulletin de La Société Géologique de France* 6: 45–50.
- Hoffstetter, R. 1959. Un dentaire de *Madtsoia* (serpent géant du Paléocène de Patagonie). *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle 2<sup>nd</sup> Série* 31: 379–986.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle* 35: 195–203.
- Hoffstetter, R. 1968. Ñaupá, un gisement de vertébrés pleistocène dans le chaco Bolivien. *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle* 40: 823–836.
- Hoffstetter, R. 1970. Vertebrados Cenozoicos del Ecuador. *4<sup>to</sup> Congreso Latinoamericano de Zoología* (Caracas), *Actas* 2: 955–970.
- Hoffstetter, R. y Rage, J.C. 1977. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 63: 161–190.
- Hsiou, A. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 10: 181–194.
- Hsiou, A. y Albino, A.M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 43: 612–619.
- Hsiou, A. y Albino, A.M. 2010a. New snake remains from the Miocene of northern South America. *Herpetological Journal* 20: 249–259.
- Hsiou, A. y Albino, A.M. 2010b. First record of Viperidae snakes from the Pleistocene of southwestern Brazilian Amazonia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 35: 389–395.
- Hsiou, A., Albino, A.M. y Ferigolo, J. 2009. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). *Revista Brasileira de Paleontologia* 12: 225–230.
- Hsiou, A., Albino, A.M. y Ferigolo, J. 2010. Reappraisal of the South American Miocene snakes of the genus *Colombophis*, with description of a new species. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 365–379.
- Hsiou, A., Albino, A.M., Medeiros, M.A. y Santos, R.A.B. 2014. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 635–642.
- Hsiou, A., de Oliveira, P.V., Ximenes, C.L. y Viana, M.S.S. 2012. Lizards and snakes (Lepidosauria, Squamata) from the late Quaternary of the state of Ceará in northeastern Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies* 74: 262–270.
- Hsiou, A., Ferigolo, J. y Albino, A.M. 2007. Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazônia Sul-Occidental, Brasil. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 44: 23R.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257–305.
- Nava, W.R. y Martinelli, A.G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 291–299.
- Núñez, H., Stafford, T.W. y Frassinetti, D. 2005. Primer registro de fósiles de *Liolaemus* en Chile (Reptilia, Sauria). *Noticiario Mensual Del Museo Nacional de Historia Natural* 356: 3–7.
- Kraglievich, L.J. 1947. Presencia de lagartos del género *Tupinambis* en la fauna Pliocena Chapadmalense. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 143: 253–257.
- Porta de, J. 1965. Nota preliminar sobre la fauna de vertebrados hallada en Curití (Departamento de Santander, Colombia). *Boletín de Geología Universidad Industrial de Santander* 19: 112–115.
- Pujos, F., Albino, A.M., Baby, P. y Goyout, J.L. 2009. Presence of the extinct lizard *Paradracaena* (Teiidae) in the middle Miocene of the Peruvian Amazon. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 594–598.
- Quintana, C.A., Mazzanti, D.L. y Valverde, F. 2004. El lagarto overo como recurso faunístico durante el Holoceno de las sierras de Tandilia Oriental, provincia de Buenos Aires. En: C. Gradín y F. Oliva (Eds.), *La región Pampeana. Su pasado arqueológico*. La-borde, Buenos Aires, p. 347–353.
- Quintana, C.A., Valverde, F. y Mazzanti, D.L. 2000. Roedores y lagartos como emergentes de la diversificación de la subsistencia durante el Holoceno tardío de la región Pampeana Argentina. *Latin American Antiquity* 13: 455–473.
- Rage, J.C. 1981. Les continents péri-atlantiques au crétacé supérieur: Migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Research* 2: 65–84.
- Rage, J.C. 1991. Squamate reptiles from the Early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. *Revista Técnica de YPF* 12: 503–508.

- Rage, J.C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata* 27: 109–144.
- Rage, J.C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata* 30: 111–150.
- Rage, J.C. 2008. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part III. Ungaliophiinae, Booids *incertae sedis*, and Caenophidia. Summary, update, and discussion of the snake fauna from the locality. *Palaeovertebrata* 36: 37–73.
- Rodríguez Loredó, C. 1998. Estudio arqueozoológico del sitio Inca Potrero Chaquiago, Barrios La Solana y Retambay, Andalgalá provincia de Catamarca, Argentina. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 22–23: 203–245.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 172–175.
- Scanferla, C.A. 2006. The oldest record of *Clelia* (Serpentes-Colubridae) in South America. *Comptes Rendus Palevol* 5: 721–724.
- Scanferla, C.A. y Nenda, S.J. 2005. El registro más antiguo del género *Bothrops* (Serpentes, Viperidae), proveniente del Pleistoceno inferior a medio de Argentina. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 7: 177–181.
- Scanferla, C.A., Agnolín, F.L. y Voglino, D. 2009. *Boiruna* cf. *B. maculata* (Ophidia: Colubroides) from the early to middle Pleistocene of South America, and the effects of Pleistocene extinctions on South American reptiles. *South American Journal of Herpetology* 4: 259–267.
- Scanferla, C.A., Cenizo, M.M. y de los Reyes, L.M. 2005. Sobre el primer registro fósil del género *Lystrophis* Cope, 1885 (Serpentes-Colubridae-Xenodontinae). *Studia Geologica Salmanticensia* 41: 93–101.
- Scanferla, C.A., Montero, R. y Agnolín, F.L. 2006. The first fossil record of *Amphisbaena heterozonata* from the late Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. *South American Journal of Herpetology* 1: 138–142.
- Scanferla, A., Zaher, H., Novas, F.E., de Muizon, C. y Céspedes, R. 2013. A new snake skull from the Paleocene of Bolivia sheds light on the evolution of Macrostromatans. *PLoS ONE* 8: e57583.
- Simões, T.R. 2012. Redescription of *Tijubina pontei*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84: 79–94.
- Simões, T.R., Caldwell, M.W. y Kellner, A.W.A. 2015a. A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology* 13: 601–614.
- Simões, T.R., Wilner, E., Caldwell, M.W., Weinschütz, L.C. y Kellner, A.W.A. 2015b. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications* 6: 8149. Doi: 10.1038/ncomms9149.
- Simpson, G.G. 1933. A new fossil snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bulletin American Museum of Natural History* 67: 1–22.
- Simpson, G.G. 1935. Early and middle Tertiary geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates* 775: 1–29.
- Sullivan, R.M. y Estes, R. 1997. *Paradracaena colombiana* (Estes, 1961) new genus (Squamata, Teiidae): A reassessment of the Tupinambinae from the Miocene Honda Group of Colombia. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p. 100–112.
- Tobisch, A., Padula, G., Drube, H. y Salceda, S. 2005. Sitio de entierro múltiple en la Mesada de Carrizal. En: C. Sempé, S. Salceda y M. Mafia (Eds.), *Azampay: Presente y Pasado de un Pueblito Catamarqueño*. *Antología de Estudios Antropológicos*. Ediciones al Margen, La Plata, p. 423–440.
- Torres, S.E. y Montero, R. 1998. Sobre algunas vértebras fósiles de Amphisbanidae (Reptilia: Amphisbaenia) de la Formación Ensenada (Pleistoceno Inferior) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 18: 149–197.
- Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75–90.
- Uetz, P. y Hošek, J. 2015. The Reptile Database. World Wide Web: <http://www.reptile-database.org>, accessed March 23, 2015.
- Van Devender, T.R. 1977. Observations on the Argentine iguanid lizard *Leiosaurus bellii* Dumeril and Bibron (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Journal of Herpetology* 11: 238–241.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science* 292: 686–693.
- Zaher, H., Apesteguía, S. y Scanferla, C.A. 2009. The anatomy of the upper cretaceous snake *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher, 2006, and the evolution of limblessness in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 801–826.

**Recibido:** 1 de junio de 2015

**Aceptado:** 10 de septiembre de 2015

# ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LOS REPTILES MARINOS CRETÁDICOS DE COLOMBIA

MARÍA EURÍDICE PÁRAMO FONSECA

Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Carrera 30 No. 45-03, Bogotá, Colombia, [meparamof@unal.edu.co](mailto:meparamof@unal.edu.co)

**Resumen.** En este artículo se pretende mostrar el estado actual del conocimiento de los reptiles marinos cretácicos de Colombia. Se ofrece una breve síntesis histórica de los estudios realizados, se brinda un panorama de los taxones presentes y se discuten algunos aspectos de su distribución geográfica y estratigráfica. La revisión realizada revela que en los sedimentos marinos cretácicos de Colombia los restos de reptiles marinos son abundantes e incluyen fósiles de tortugas, plesiosaurios, ictiosaurios y mosasaurios. Aunque las publicaciones sobre este material son aún escasas, el incremento de la participación de investigadores nacionales en el estudio de los restos de reptiles marinos ofrece un panorama alentador para el desarrollo de esta rama de la paleontología en Colombia. Los estudios y descripciones realizados ofrecen las primeras bases para sugerir que hubo cambios en la distribución, asociación y abundancia de los distintos grupos que habitaron el mar colombiano a lo largo del Cretácico. Las tortugas, los ictiosaurios y los pliosauroides tienen una distribución limitada geográficamente y temporalmente a los inicios de la ingresión marina (Cretácico Temprano), mientras los plesiosauroides amplían su distribución hasta el tiempo de la mayor inundación (Turonense). Los mosasaurios aparecen con la mayor inundación y permanecen en el mar colombiano durante todo el Cretácico Tardío.

**Palabras clave.** Reptiles marinos. Cretácico. Colombia. Suramérica.

**Abstract.** STATE OF KNOWLEDGE OF THE CRETACIC MARINE REPTILES OF COLOMBIA. This article intends to show the current state of knowledge of the cretaceous marine reptiles of Colombia. A brief historical overview of the conducted studies is offered, an overview of taxa is provided and some aspects of their geographic and stratigraphic distribution are discussed. The review carried out reveals that in the Cretaceous marine sediments of Colombia the remains of marine reptiles are plentiful and include fossils of turtles, plesiosaurs, ichthyosaurs and mosasaurs. Although the literature on this material is still scarce, the increased participation of national researchers in the study of the remains of marine reptiles provides an encouraging panorama for the development of this branch of paleontology in Colombia. The studies and descriptions made offer the first bases to suggest that there were changes in the distribution, assemblage and abundance of the different groups that inhabited the Colombian sea throughout the Cretaceous. Turtles, ichthyosaurs and pliosauroids show a geographic and temporal distribution limited to the marine ingression (Early Cretaceous), while the plesiosauroids extend its distribution until the time of maximum flooding (Turonian). The mosasaurs appear during the major inundation and remain in the Colombian sea throughout the Late Cretaceous.

**Key words.** Marine reptiles. Cretaceous. Colombia. South America.

EN COLOMBIA se han hallado numerosos restos de reptiles marinos en rocas del Cretácico. Una reducida parte de este material ha sido publicada (Welles, 1962; Hernández-Camacho y De Porta, 1963; Huertas, 1971; de la Fuente y Goñi, 1983; Goñi y Gasparini, 1983; Hampe, 1992; Páramo, 1994; Páramo-Fonseca, 1997a, 2000, 2012, 2013; Cadena y Gaffney, 2005; Gómez-Pérez y Noè, 2009; Cadena, 2011a, b; Cadena *et al.*, 2013) y una buena parte está actualmente en estudio. La información sobre los estudios y ocurrencia de estos restos está disgregada en notas y artículos científicos, documentos académicos, informes de prensa, co-

lecciones de especímenes y comunicaciones verbales de ocurrencias, que se han reportado desde principios del siglo pasado. La excelente preservación reportada para la mayoría de los fósiles encontrados advierte del gran potencial que este material representa para el avance del conocimiento paleontológico de los reptiles marinos. Este potencial, sin embargo, se ha estudiado solo parcialmente y su magnitud aún no ha sido evaluada. En este artículo se pretende mostrar el estado actual del conocimiento de los reptiles marinos cretácicos de Colombia y ofrecer un panorama general de la distribución geográfica y estratigráfica de sus ocu-

rrencias en el registro fósil.

**Abreviaturas institucionales.** **CIP**, Colección privada del Centro de Investigaciones Paleontológicas, Villa de Leiva, Colombia; **CFSTA**, Colección privada de la Fundación Santa Teresa de Ávila, Villa de Leiva, Colombia; **MJACM**, Museo de la Junta de Acción Comunal de la vereda Monquirá, Villa de Leiva, Colombia; **SGC**, Museo Geológico José Royo y Gómez del Servicio Geológico Colombiano (anteriormente INGEO-MINAS), Bogotá, Colombia; **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, Estados Unidos; **UN**, Colecciones paleontológicas de la Universidad Nacional de Colombia, Villa de Leiva y Bogotá, Colombia.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Este trabajo se basó en variadas fuentes de información, la gran mayoría de ellas producto de la experiencia que ha obtenido la autora en 20 años de trabajo. La información científica seleccionada corresponde a artículos y notas publicadas en revistas científicas (*e.g.*, Welles, 1962; Hernández-Camacho y De Porta, 1963; Huertas, 1971; de la Fuente y Goñi, 1983; Goñi y Gasparini, 1983; Hampe, 1992; Páramo, 1994; Páramo-Fonseca, 1997a, 2000, 2012, 2013; Cadena y Gaffney, 2005; Gómez-Pérez y Noè, 2009; Cadena, 2011a, b; Cadena *et al.*, 2013), así como a trabajos y tesis académicos (Páramo-Fonseca, 1997b; Gómez-Pérez, 2001, 2008; Gómez, 2013). La información de prensa fue escogida bajo los criterios de lógica y veracidad de la información suministrada (Zárate, 2006; Moreno, 2010; Posada-Swofford, 2014; Caracol radio, 2015). Los materiales considerados en esta revisión pertenecen a colecciones oficiales y privadas. Se tienen en cuenta los reportes obtenidos en forma verbal a través de los años de trabajo en el tema. En el caso de las colecciones, la información fue depurada teniendo en cuenta las acciones de inventario adelantadas en las instituciones que las albergan. Las colecciones más representativas a este respecto son las de la Universidad Nacional de Colombia, el Servicio Geológico Colombiano y el Centro de Investigaciones Paleontológicas. Se incluyeron además las ocurrencias más destacadas de colecciones poco documentadas como la del museo “El Fósil” de Villa de Leiva y de colecciones privadas sin inventariar. En este último caso, como en el de los datos obtenidos verbalmente, la información se depuró de acuerdo con la fidelidad de las fuentes entrevis-

tadas y, cuando fue posible, a través de verificaciones de campo. Existe un número no despreciable de restos fragmentarios de reptiles marinos albergados en colecciones privadas o en manos de particulares que carece de información precisa sobre su procedencia geográfica y/o estratigráfica, por lo que en este reporte sólo se mencionan si la información fue confiable o verificada en campo. En los demás casos los reportes solo se tuvieron en cuenta como testimonio de la riqueza de las localidades. Se cuentan aquí también las manifestaciones registradas en superficie que por diversas circunstancias no han llegado a excavar.

Con el fin de visualizar la abundancia de ejemplares hallados en las distintas regiones y edades se han consignado todas las ocurrencias en las tablas ilustrativas que se citan en el texto. Para figurar la distribución estratigráfica se han tenido en cuenta sólo los hallazgos de los que se conoce una edad confiable y los mismos se han graficado sobre los esquemas de nomenclatura estratigráfica más aceptada para las distintas regiones.

## RESEÑA HISTÓRICA

Los primeros reportes hechos sobre vertebrados marinos cretácicos de Colombia se limitan a menciones, principalmente de restos de peces, publicadas en trabajos e informes de reconocimiento geológico adelantados en la primera mitad del siglo XX (Hubach, 1931, 1942; Royo y Gómez, 1943; Botero-Restrepo, 1945). Hubach (1931) resalta la presencia de un nivel rico en vertebrados de edad Turoniense, extendido por la Cordillera Oriental de Colombia, al que denomina “Nivel de Peces” y del cual, en años posteriores, se extraerían importantes restos de mosasaurios. La historia del conocimiento de los reptiles marinos cretácicos de Colombia está íntimamente ligada a los hallazgos hechos en rocas del Cretácico Inferior de los alrededores de Villa de Leiva, en el departamento de Boyacá, zona central del país (Welles, 1962; Hernández-Camacho y De Porta, 1963; Huertas, 1971; de la Fuente y Goñi, 1983; Goñi y Gasparini, 1983; Hampe, 1992; Páramo-Fonseca, 1997a; Zárate, 2006; Gómez-Pérez y Noè, 2009; Moreno, 2010; Posada-Swofford, 2014; Caracol radio, 2015). Esto se debe a la abundancia de material paleontológico que contienen estas rocas, la amplia exposición superficial que exhiben estas rocas por la aridez del terreno y el fácil acceso que ofrece la



región. Aunque el yacimiento paleontológico de Villa de Leiva ha brindado el material más abundante, no es el único en ofrecer restos de reptiles marinos cretácicos en el país. Además de este rico yacimiento, el Cretácico colombiano ha brindado fósiles de reptiles marinos en los departamentos de Huila, Tolima, Santander, Cundinamarca y Cauca (Guzmán, 1985; Páramo-Fonseca, 1997b, 2012; Cadena y Gaffney, 2005; Cadena, 2011a,b; Cadena *et al.*, 2013).

### Los primeros estudios

La primera excavación de un reptil marino cretácico realizada en Colombia se llevó a cabo hace 70 años (Fig. 1) (Botero-Restrepo, 1945). Dos esqueletos de plesiosaurios de cuello largo, casi completos y articulados, fueron extraídos en la loma La Catalina, Villa de Leiva, durante dos expediciones realizadas por el Dr. R.A. Stirton en 1945, con el apoyo de la compañía Tropical Oil Company y el Servicio Geológico Colombiano, en aquel tiempo denominado Servicio Geológico Nacional (Botero-Restrepo, 1945). Su descripción corresponde al primer estudio publicado sobre reptiles marinos de Colombia (Welles, 1962). Welles (1962) atribuye estos esqueletos a una nueva especie de elasmosaurio *Alzadasaurus colombiensis* y, por su excelente preservación, los toma como base para revisar todos los plesiosaurios cretácicos conocidos hasta ese momento. *Alzadasaurus colombiensis* es luego ubicada en el género *Callawayasaurus*. El holotipo, trasladado al museo de paleontología de la Universidad de California, corresponde a un esqueleto que carece tan solo de los iliones, los isquiones y las partes distales de las aletas (Welles, 1962). El segundo ejemplar, un esqueleto casi completo, reposa en las colecciones del Museo José Royo y Gómez del Servicio Geológico Colombiano, en Bogotá (Botero-Restrepo, 1945). La edad que indica Welles para estos esqueletos es Aptiense inferior con base en el estudio bioestratigráfico de Bürgli (1954). Posteriormente, en un extenso estudio bioestratigráfico sobre el Sistema Cretácico en la región de Villa de Leiva, Etayo-Serna (1968) ubica estratigráficamente la ocurrencia de reptiles marinos, entre ellos los elasmosaurios estudiados por Welles, en su denominado segmento "E" del miembro Arcillolitas Abigarradas de la Formación Paja, al cual atribuye edad Aptiense superior.

En 1963, Hernández-Camacho y De Porta describen un

fragmento mandibular de la colección del Museo del Servicio Geológico Colombiano, procedente de capas del denominado "nivel de ruedas de carreta" del Coniaciense del departamento del Tolima. Los autores asignan el ejemplar a restos de ictiosaurio, mencionando con dudas su atribución a nivel familiar (Hernández-Camacho y De Porta, 1963). McGowan (1972) pone en duda que el fragmento corresponda a un ictiosaurio y Bardet (1992) propone que se trata de un fragmento mandibular de mosasaurio, siendo esta la primera vez que se mencionan restos de mosasaurios para Colombia.

El profesor y sacerdote G. Huertas, estando vinculado al Instituto de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia, y siendo conocedor de la gran riqueza fosilífera de Villa



**Figura 1.** Excavación de *Callawayasaurus colombiensis* UCMP 38349, adelantada por el Dr. R.A. Stirton en 1945. Se está destapando uno de los elasmosaurios determinados por Welles (1962). Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Aptiense superior, Loma La Catalina, Villa de Leiva, Boyacá. A la izquierda el Dr. R.A. Stirton. Cortesía del Fondo documental José Royo y Gómez del Museo del Servicio Geológico Colombiano.

de Leiva, inicia la formación del Museo Paleontológico de Villa de Leiva de esta Universidad en 1970 y dentro de sus publicaciones menciona restos de reptiles marinos (Huertas, 1971). En años posteriores, la paleontóloga argentina Zulma Gasparini visita al Padre Huertas en Villa de Leiva y se vincula por primera vez a la paleontología de Colombia a través del estudio de algunos especímenes de reptiles marinos de esta región. Como resultado de esta visita, en 1983 se publican dos estudios sobre material fósil de plesiosaurios y tortugas marinas procedentes del segmento "E" de las Arcillolitas Abigarradas (Aptiense superior, Etayo-Serna, 1968) de Villa de Leiva (de la Fuente y Goñi, 1983; Goñi y Gasparini, 1983). En estas publicaciones se dan a conocer un fragmento de cráneo de *Callawayasaurus colombiensis* encontrado en la loma La Cabrera (Goñi y Gasparini, 1983), atribución que se encuentra hoy en revisión; y varios fragmentos craneanos de tortugas chelonioideas recolectados en la loma La Asomada (de la Fuente y Goñi, 1983).

En 1979 se publica por primera vez la presencia de restos de pliosauroideos en las rocas del Cretácico Inferior de Villa de Leiva (Acosta *et al.*, 1979). Se trata de un esqueleto de gran tamaño, casi completo y articulado, encontrado en 1977 en rocas del Aptiense superior, que reposa hoy en su posición original y en el lugar de hallazgo, dentro de las instalaciones de un museo local en la vereda Monquirá. Acosta *et al.* (1979), lo asignan al género *Kronosaurus*, género conocido hasta ese momento solo por material fragmentario de Australia. Posteriormente Hampe (1992) publica una descripción del espécimen y lo ubica dentro de una nueva es-

pecie *Kronosaurus boyacensis*. No obstante, para ese tiempo el material no se encontraba debidamente preparado, por lo que hoy, con una reciente preparación y a la luz de nuevos hallazgos, se pone en evidencia la necesidad de redefinir los caracteres utilizados por Hampe (op. cit.) en la definición de esta especie. Su condición articulada y casi completa hace de este espécimen un importante referente para la revisión del género *Kronosaurus*.

### **La formación y los aportes de investigadores colombianos**

En 1989, durante la práctica final de campo de la carrera de Geología de la Universidad Nacional de Colombia, se halla un cráneo de mosasaurio en los alrededores de Yaguará, departamento de Huila. El espécimen se extrae de capas turonianas del Grupo Villeta, las cuales corresponden al nivel que Hubach (1931) había denominado "Nivel de Peces". Siendo estudiante de geología, la autora se involucra en la paleontología realizando el estudio de este cráneo como tesis de pregrado, bajo la dirección del Dr. Etayo-Serna. Invitada a codirigir esta tesis, la Dra. Zulma Gasparini se vincula por segunda vez al estudio de los reptiles marinos de Colombia como codirectora del trabajo. Como resultado de este estudio se identifica un nuevo género de mosasaurio (Páramo, 1994), representado por la especie *Yaguarasaurus columbianus* (Fig. 2). La excelente preservación tridimensional del material, la edad Turoniense y la presencia de rasgos primitivos tales como las proporciones y morfología de su región parietal, la posición adelantada de las narinas ex-



Figura 2. *Yaguarasaurus columbianus* UN BRV-68 (holotipo), vista lateral derecha. Escala= 10 cm.

ternas, el corto desarrollo del borde lingual alveolar, entre otros (ver Páramo-Fonseca, 2000), han hecho de este espécimen un referente para estudios posteriores sobre los mosasaurios tempranos (Bardet *et al.*, 2003; Polcyn y Bell, 2005; Caldwell y Palci, 2007; Konishi y Caldwell, 2011; Palci *et al.*, 2013).

Entre los años 1993 a 1997 los vertebrados del denominado “Nivel de Peces”, en la región del Valle Superior del Magdalena (departamentos de Tolima y Huila), son estudiados por la autora en su trabajo doctoral y como resultado se identifican peces, restos fragmentarios de elasmosaurios, de mosasaurios y de otros mosasauroideos procedentes del Turonesne de esta región (Páramo-Fonseca, 1997b, 2000, 2012).

La primera mención de ictiosaurios procedentes del Cretácico Inferior de Villa de Leiva corresponde a Huertas (1971). No obstante, la primera descripción de restos de ictiosaurios es ofrecida en 1997 (Páramo-Fonseca, 1997a). En esta publicación se describe un cráneo extraído de rocas del miembro Arcillolitas Abigarradas en la loma Pedro Luis,

que fue donado a las colecciones del Museo del Servicio Geológico Colombiano en la década de 1970. El espécimen, uno de los cráneos más completos conocidos para el Cretácico en ese momento, fue determinado como una especie nueva: *Platypterygius sachicarum*.

En 2001 se describe un segundo ejemplar de pliosaurido en una tesis de pregrado (Gómez-Pérez, 2001). Este espécimen fue encontrado por un equipo de geólogos e ingenieros y donado al Departamento de Geociencias de la Universidad Nacional de Colombia en 1967. El fósil fue hallado en la loma La Yuca, Villa de Leiva, en capas de edad Barremiense correspondientes al Miembro Arcillolitas Abigarradas (Gómez-Pérez, 2001). El ejemplar, un cráneo casi completo y algunas vértebras cervicales, de preservación tridimensional excepcional, es identificado como *Kronosaurus* nov. sp. aff. *K. boyacensis* (Gómez-Pérez, 2001) y posteriormente determinado como un nuevo género y especie (Gómez-Pérez, 2008; Gómez-Pérez y Noè, 2009).

En 2003 el Dr. C.B. Padilla Bernal (Fig. 3), quien lideró la recolección y conservación de numerosos ejemplares de reptiles marinos de Villa de Leiva durante más de 20 años, se vincula a los estudios paleontológicos, instituyendo la Fundación Colombiana de Geobiología, con el Dr. F. Etayo-Serna (Fig. 4) y la autora de este artículo como cofundadores. En los años posteriores la fundación emprende una labor continua de preparación y datación de los especímenes de la colección del Dr. Padilla y fomenta su estudio. El



**Figura 3.** El Dr. C.B. Padilla junto a un ictiosaurio de su colección. Fotografía tomada en 2012. Cortesía de S. Padilla.



**Figura 4.** El Dr. F. Etayo en la excavación de un pliosaurido de las colecciones del Servicio Geológico Colombiano (SGC) realizada en 2004. Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Barremiense. Loma La Catalina, Villa de Leiva, Boyacá. Cortesía del SGC.



Dr. Padilla impulsa la formación de preparadores y promueve en Colombia la implementación de nuevas técnicas de preparación de material fósil (Padilla y Parra, 2009). Se preparan numerosos ejemplares que incluyen especímenes extraordinarios de plesiosaurios, ictiosaurios y tortugas (Páramo *et al.*, 2009).

En 2004, en una colaboración entre el Servicio Geológico Colombiano, la Alcaldía de Villa de Leiva y la Fundación Colombiana de Geobiología, se adelanta la excavación y se inicia el estudio de un nuevo esqueleto de pliosaurido encontrado en el miembro Arcillolitas Abigarradas, en Villa de Leiva (Fig. 4). Aún sin terminar la excavación el Dr. O. Hampe visita el lugar y rápidamente publica una descripción poco precisa de este ejemplar (Hampe, 2005). Posteriormente el espécimen se incorpora a las colecciones del museo del Servicio Geológico Colombiano y una preparación química del cráneo es adelantada por el equipo técnico de la Fundación Colombiana de Geobiología. Los resultados del estudio de este espécimen permiten identificar una especie de pliosaurio diferente a las dos ya conocidas en Villa de Leiva (Páramo-Fonseca *et al.*, en revisión), lo cual muestra para el Cretácico Inferior una diversidad del grupo hasta ahora poco documentada en el mundo.

La presencia de restos de plesiosaurios y tortugas en capas del Valanginiense de la Formación Rosa Blanca, en Zapatoca, departamento de Santander, es reportada desde 1985 por la geóloga colombiana G. Guzmán. No obstante, no es hasta 2005 que se publica el primer estudio sobre tortugas procedentes de estas capas. El geólogo colombiano E. Cadena se vincula a la paleontología recolectando nuevo material y estudiando un caparazón parcialmente completo de tortuga pleurodira (Cadena y Gaffney, 2005). En su publicación se define una nueva especie: *Notoemys zapatocaensis*. En estudios posteriores Cadena da a conocer nuevos restos de tortugas procedentes de la misma unidad en Zapatoca, esta vez restos fragmentarios de caparazones de pleurodiras podocnemidoideas (Cadena, 2011a) y de cryptodiras (Cadena, 2011b), además de dos caparazones incompletos de *N. zapatocaensis* (Cadena *et al.*, 2013).

Con los avances alcanzados en las técnicas de preparación, la Fundación Colombiana de Geobiología implementa y publica en 2010 el uso del ácido sulfámico en la limpieza de reptiles marinos de Villa de Leiva (Padilla *et al.*, 2010).

Luego del lamentable fallecimiento del Dr. Padilla en 2012, se liquida la Fundación Colombiana de Geobiología y la colección pasa al Centro de Investigaciones Paleontológicas (CIP) de Villa de Leiva, entidad de carácter privado.

En 2012 se dan a conocer dos nuevos hallazgos de mosasaurios (Páramo-Fonseca, 2012). En uno de los ejemplares, procedente de capas de edad Campaniense del municipio de Coello, departamento del Tolima, se conoce por primera vez el esqueleto postcraneano de un mosasaurio colombiano. En su estudio se nomina la nueva especie *Eonatator coellensis*. Este espécimen muestra un excelente estado de preservación, se trata de un esqueleto prácticamente completo y articulado que presenta evidencias de preservación de tejidos blandos y de restos de posibles crías (Páramo-Fonseca, 2013).

Entre 2012–2013 se prepara y se estudia un nuevo ejemplar de pliosaurio encontrado en la Formación Paja, en Villa de Leiva (Gómez, 2013). El ejemplar corresponde a la parte posterior de un esqueleto articulado de un individuo sub-adulto. Dentro de los pliosaurios encontrados hasta entonces en Villa de Leiva, este es el primer espécimen en el que se conoce el esqueleto caudal.

Actualmente, con la participación de estudiantes, se adelantan numerosos estudios sobre los reptiles marinos



**Figura 5.** La Dra. Zulma Gasparini (izquierda) en su visita a Colombia en 2012, acompañada de la autora, en la puerta del Museo Paleontológico de la Universidad Nacional de Colombia en Villa de Leiva. Cortesía de C. Gasparini.



del Cretácico de Colombia. Aunque se trabaja en los mosasaurios de los Departamentos de Santander y del Huila, la mayor parte de los estudios que se desarrollan actualmente involucran los fósiles de ictiosaurios, tortugas y plesiosaurios del Cretácico Inferior de Villa de Leiva de la colección del CIP. En el estudio de los ictiosaurios se ha vinculado recientemente a la comunidad universitaria de la región de Villa de Leiva; en el estudio de las tortugas se ha comenzado a publicar resultados (Cadena y Parham, 2015); y en el estudio de los plesiosaurios se trabaja con la participación de la Dra. Zulma Gasparini quien de esta manera se ha vinculado por tercera vez a la paleontología de los reptiles marinos de Colombia (Fig. 5).

## OCURRENCIAS DE REPTILES MARINOS CRETÁICOS EN COLOMBIA

Con base en la información recopilada, se presenta aquí un panorama de las ocurrencias de restos de reptiles marinos en las capas del Cretácico de Colombia. Se sintetiza la información señalada en las publicaciones y se menciona el material de acceso público resguardado en colecciones oficiales y privadas.

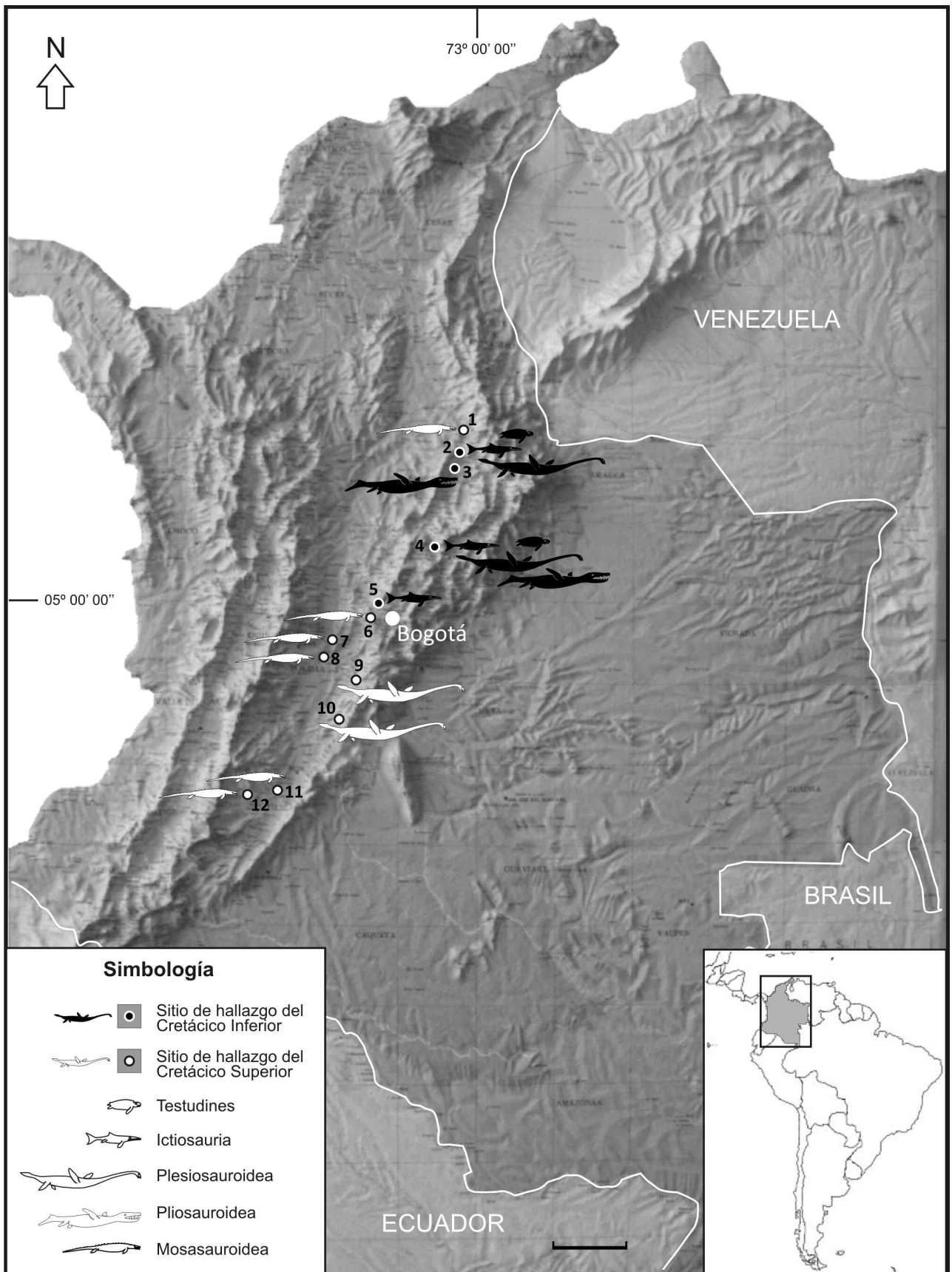
La localización geográfica de los sitios de hallazgos se ilustra en la Figura 6. El nivel estratigráfico de los mismos se sintetiza en las Figuras 7–10. En estas figuras se muestran las ocurrencias de reptiles marinos de acuerdo con la nomenclatura estratigráfica utilizada en las distintas regiones geológicas. Estas figuras corresponden de norte a sur a San-

**TABLA 1. Abundancia de ocurrencias de reptiles marinos en Colombia a través del Cretácico.**

	<i>Testudines</i>				<i>Ichthyosauria</i>		<i>Plesiosauria</i>			<i>Mosasauroidae</i>	
	<i>Platyhelyidae</i>	<i>Podocnemioidea</i>	<i>Chelonioidae</i>	<i>sin determinar</i>	<i>Ophthalmosauridae</i>	<i>sin determinar</i>	<i>Plesiosauroidea</i>	<i>Pliosauroidae</i>	<i>sin determinar</i>	<i>Mosasauridae</i>	<i>sin determinar</i>
<i>Maastrichtiense</i>				x(?)							
<i>Campaniense</i>										x	
<i>Santoniense</i>											
<i>Coniaciense</i>										xx	
<i>Turonense</i>							xx			xx	x
<i>Cenomaniense</i>											
<i>Albiense</i>						x					
<i>Aptiense</i>											
			xxx	xxx	xx	xxxxxx	xxx	xxxx	xx		
<i>Barremiense</i>											
<i>Hauteriviense</i>											
<i>Valanginiense</i>	xx	xx		x		x	x				
<i>Berriasiense</i>											

Número de ejemplares: x: 1; xx: 2–5; xxx: 6–10; xxxx: 11–15; xxxxx: 16–20; xxxxxx: más de 20.

**Figura 6.** Distribución geográfica de la ocurrencia de reptiles marinos cretácicos en Colombia. Mapa físico de la República de Colombia a escala 1: 3.000.000, con relieve, Instituto Agustín Codazzi, 1995. Localidades: Lebrija (1); Zapatoca (2); Galán (3); Villa de Leiva, Sáchica y Sutamarchán (4); Guayabal de Siquima (5); Bojacá (6); Piedras (7); Coello (8); Cunday (9); Dolores (10); Yaguará (11); Itaibe (12). Escala= 150 km.



tander (localidades 1–3, Fig. 6); Villa de Leiva (localidad 4, Fig. 6); Cundinamarca y Tolima (localidades 6–10, Fig. 6); y Huila y Cauca (localidades 11–12, Fig. 6). Para la región de Villa de Leiva (Fig. 8) la gráfica se basó solo en los especímenes de los que se cuenta con información suficiente para establecer si provienen del piso Barremiense o del Aptiense.

A continuación se enumeran las ocurrencias de reptiles marinos cretácicos de Colombia organizadas por grupos taxonómicos. Con el fin de ofrecer una idea de la abundancia relativa de especímenes con respecto a la edad y la localidad, en las Tablas 1 y 2 se representa de manera resumida la ocurrencia general de hallazgos.

#### TESTUDINES Linnaeus, 1758

Varios restos fragmentarios de caparazones (UN 36234, UN 3638b/18), Valanginiense, Formación Rosa Blanca, Zapatoca (Santander).

Huevos y restos poscraneanos (UN sin número de colección; Etayo-Serna, com. pers.), varios esqueletos parciales, con y sin cráneo (CIP FCG-CBP-14, CIP FCG-CBP-20, CIP FCG-CBP-31); restos fragmentarios (MJACM, sin número de colección), Barremiense–Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (Páramo *et al.*, 2009); restos fragmentarios (UN MPVL 63), Barremiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá).

Restos fragmentarios (CIP sin número de colección), Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Barremiense–Aptiense, Sáchica (Boyacá).

Cráneo y elementos poscraneanos (UCMP 38347), Maastrichtiense, departamento de Santander (UCMP, 2015). Dada la información con que se cuenta sobre ocurrencias en el departamento de Santander y la pobre información sobre la procedencia de este material, la edad de este reporte es aquí puesta en duda.

Huevos (UCMP 38348), Cretácico Inferior, departamento de Cundinamarca (?) (UCMP, 2015). En un documento de campo de 1945, W.T. O’Gara de la Tropical Oil Company reporta el hallazgo de restos óseos y probables huevos de tortuga. De la información suministrada en el documento se infiere que los fósiles mencionados provienen de Villa de Leiva, Boyacá, del Miembro Arcillolitas Abigarradas (Forma-

ción Paja, Barremiense–Aptiense). Aunque el destino final de los especímenes no se clarifica en el documento sí se menciona que hubo material enviado a Berkeley, California.

Restos sin identificar (UCMP 57831), Cretácico Inferior, departamento de Tolima (UCMP, 2015).

#### Testudines indet.

Cráneo mal preservado (UN ICNMHNR-083) (de la Fuente y Goñi, 1983), Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá).

#### PLEURODIRA Cope, 1864

##### PLATYCHELYIDAE Bräm, 1965

#### *Notoemys zapatocaensis* Cadena y Gaffney, 2005

Caparazón y parte posterior de plastrón (SGC IPN15-EAC140120031, holotipo), otro caparazón casi completo y restos fragmentarios (SGC IPN15-EAC150620061), Valanginiense, Formación Rosa Blanca, Zapatoca (Santander) (Cadena y Gaffney, 2005; Cadena *et al.*, 2013).

#### PODOCNEMIDOIDEA Cope, 1868

##### Podocnemidoidea indet.

Fragmentos de caparazón (SGC IPN16EAC-14012003-1A, SGC IPN16EAC-14012003-1B), Valanginiense, Formación Rosa Blanca, Zapatoca (Santander) (Cadena, 2011a).

#### CRYPTODIRA Cope, 1868

En las colecciones del Departamento de Geociencias se encuentra un elemento de caparazón (UN 36232/4) con los rasgos ilustrados por Cadena (2011a) para el elemento costal 5 de *Caretta caretta*, por lo que aquí se incluye en Cryptodira. Valanginiense, Formación Rosa Blanca, Zapatoca (Santander).

#### EUCRYPTODIRA Gaffney, 1975

##### Eucryptodira gen. et sp. Indet

Restos fragmentarios de caparazones (SGC IPN15-EAC14012003-4A, SGC IPN15-EAC14012003-4B, SGC

IPN15-EAC14012003-4C, SGC IPN15-EAC14012003-4D), Valanginiense, Formación Rosa Blanca, Zapatoca (Santander) (Cadena, 2011b).

CHELONIOIDEA Baur, 1893

PROTOSTEGIDAE Cope, 1872

*Desmatochelys* Williston, 1894

*Desmatochelys padillai* Cadena y Parham, 2015

Un esqueleto incompleto con cráneo (CIP FCG-CBP 01, holotipo) y varios cráneos (CIP FCG-CBP 13, CIP FCG-CBP 15, CIP FCG-CBP 39, CIP FCG-CBP 40) (Cadena y Parham, 2015), Barremiense y Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarrada, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá); fragmentos de caparazón (UCMP 38345A, UCMP 38345B) (Cadena y Parham, 2015); un cráneo completo y articulado (UCMP 38346) (Smith, 1989; Cadena y Parham, 2015), Smith (1989) menciona la procedencia de esta muestra con número V 4538/38346 como Cretácico Inferior de Columbia (USA); Nicholls y Meckert (2002) hacen referencia a la publicación de Smith confirmando su procedencia al Aptiense de Colombia; en la información digital del UCMP se encuentra el número del espécimen citado por Smith (V 4538/38346) con procedencia Barremiense–Aptiense, Boyacá, Colombia; Cadena y Parham (2015) reportan la muestra, junto con las demás del UCMP y las del CIP, con edad Barremiense superior–Aptiense inferior, sin diferenciar.

CHELONIIDAE Gray, 1825

Cheloniidae?

Una mandíbula (UN ICNMHNR-082), Aptiense superior, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (de la Fuente y Goñi, 1983).

ICHTHYOSAURIA de Blainville, 1835

Vértebras (Cadena, com. pers.), Valanginiense (?), Formación Rosa Blanca, Zapatoca, Santander.

Restos vertebrales (UN MP 110210-7, UN MPVL-91-026, UN MPVL-91-028, UN MPVL-91-031, UN MPVL-91-059, UN MPVL-91-062, UN MPVL-91-063, UN MPVL 127);

cráneos, entre completos y parciales y con otros restos postcraneos (UN MPVL-91-064; CIP FCG-CBP-5, CIP FCG-CBP-8, CIP FCG-CBP-10, CIP FCG-CBP-12, CIP FCG-CBP-18, CIP FCG-CBP-19, CIP FCG-CBP-23, CIP FCG-CBP-27, CIP FCG-CBP-32, CIP FCG-CBP-33, CIP FCG-CBP-63, CIP FCG-CBP-70, CIP FCG-CBP-72, CIP FCG-CBP-87), gran parte de este material se encuentra en estudio; restos fragmentarios (MJACM 3, MJACM 11), Barremiense y Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá).

Restos fragmentarios (CIP FCB-CBP-30), Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Sáchica (Boyacá).

Vértebras y costillas (SGC RB-102011), Albiense, Grupo Villeta Guayabal de Síquima (Cundinamarca).

OPHTHALMOSAURIDAE Baur, 1887

Cráneo y columna vertebral casi completa (CIP FCG-CBP-16), Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (García y Páramo, en preparación).

*Platypterygius sachicarum* Páramo-Fonseca, 1997a

Un cráneo incompleto (SGC DON-19671 holotipo), Barremiense–Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (Páramo-Fonseca, 1997a).

PLESIOSAURIA de Blainville, 1835

Fragmentos de miembros (UN MPVL-91-015, UN MPVL-91-016, UN MPVL-91-041), Barremiense–Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá).

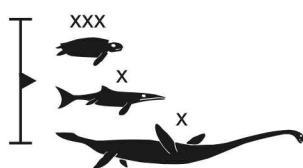
PLESIOSAUROIDEA Welles, 1943

ELASOSAURIDAE Cope, 1869

Vértebras desarticuladas (UN 36377, UN 36330, UN 36219), Valanginiense, Formación Rosa Blanca, Zapatoca (Santander) (Guzmán, 1985).



Edad	Unidad Geológica	
MA	Fm. Umir	
CA	Fm. Lidita Superior	
SA	Fm. La Luna	Mb. Galembo
CO		Mb. Pujamana
TU		Mb. Salada
CE	Fm. Salto	
AL	Fm. Simití	
	Fm. Tablazo	
AP	Fm. La Paja	
BA	(Mb. Arcillolitas Abigarradas)	
HA	Fm. Rosablanca	
VA	Fm. Los Santos	
BE	Mb. Tambor	



**Figura 7.** Localización estratigráfica de los hallazgos hechos en el departamento de Santander. Nomenclatura estratigráfica basada en el Proyecto Sogamoso desarrollado por el Servicio Geológico Colombiano (SGC) (en prep.). Cortesía del SGC. Simbología como en figura 5. Número de ejemplares: x, 1; xx, entre 2–5; xxx, entre 6–10.

Vértebras (UN MPVL-91-024, UN MPVL-91-025, UN MPVL-91-029, UN MPVL-91-033, UN MPVL-91-034, UN MPVL-91-038; CIP FCG-CBP-24), parte anterior de un esqueleto articulado y fragmento de cráneo (CIP FCG-CBP-3, CIP FCG-CBP-22), Barremiense y Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (Páramo-Fonseca *et al.*, en preparación).

Vértebras cervicales y dorsales y fragmentos mandibulares (material en préstamo al SGC, sin número de colección), Turoniense, Formación La Frontera, Cunday (Tolima).

Elasmosauridae indet.

Fragmentos vertebrales (SGC DON1995-12). Turoniense superior, Grupo Villeta, Dolores (Tolima) (Páramo-Fonseca, 1997b).

*Callawayasaurus colombiensis* (Welles, 1962) Carpenter, 1999

Cráneo y esqueleto incompleto articulado (UCMP 38349 holotipo) y cráneo incompleto (paratipo) (UCMP 125328), esqueleto casi completo articulado sin cráneo (paratipo) (SGC sin número de colección) (Welles, 1962; Etayo-Serna, 1968; Carpenter, 1999); parte anterior de un cráneo (UN ICNMHNR-081) (Goñi y Gasparini, 1983), Aptiense superior, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá). Al parecer el esqueleto (paratipo) del SGC y el cráneo incompleto (paratipo) de las colecciones de UCMP conforman un mismo ejemplar.

PLIOSAUROIDEA Welles, 1943

Dos esqueletos casi completos (SGC IPN-38; CIP FCG-CBP-4), restos craneanos (CIP FCG-CBP-4, CIP FCG-CBP-6, CIP FCG-CBP-7, CIP FCG-CBP-9, CIP FCG-CBP-26, CIP FCG-CBP-29; CFSTA 2-1; MJACM 2), restos fragmentarios post-craneanos (MJACM 5), Barremiense y Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá).

Un esqueleto con cráneo y sin aletas (UN MP11209-1) y un cráneo completo (UN MP050310-1) (Gutiérrez y Páramo-Fonseca, en preparación), un cráneo completo (CIP

FCG-CBP-21), Barremiense–Aptiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Sáchica (Boyacá).

Un cráneo (SGC sin número de colección), Barremiense–Aptiense, Formación Paja, Galán (Santander).

PLIOSAURIDAE Seeley, 1874

Un esqueleto casi completo (SGC VL17052004-1), Barremiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (Páramo-Fonseca *et al.*, en revisión).

Cráneo casi completo y vértebras cervicales (UN UN-DG-R-1000) (Gómez-Pérez, 2008; Gómez-Pérez y Noè, 2009; Gómez-Pérez, en revisión), Barremiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Sutamarchán (Boyacá).

*Kronosaurus boyacensis* Hampe, 1992

Esqueleto casi completo articulado (MJACM 1, holotipo), Aptiense superior, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (Hampe, 1992).

Pliosauridae aff. *Kronosaurus boyacensis*

Parte posterior de un esqueleto (UN MP110210-1), Barremiense, Miembro Arcillolitas Abigarradas, Formación Paja, Villa de Leiva (Boyacá) (Gómez-Pérez, 2013).

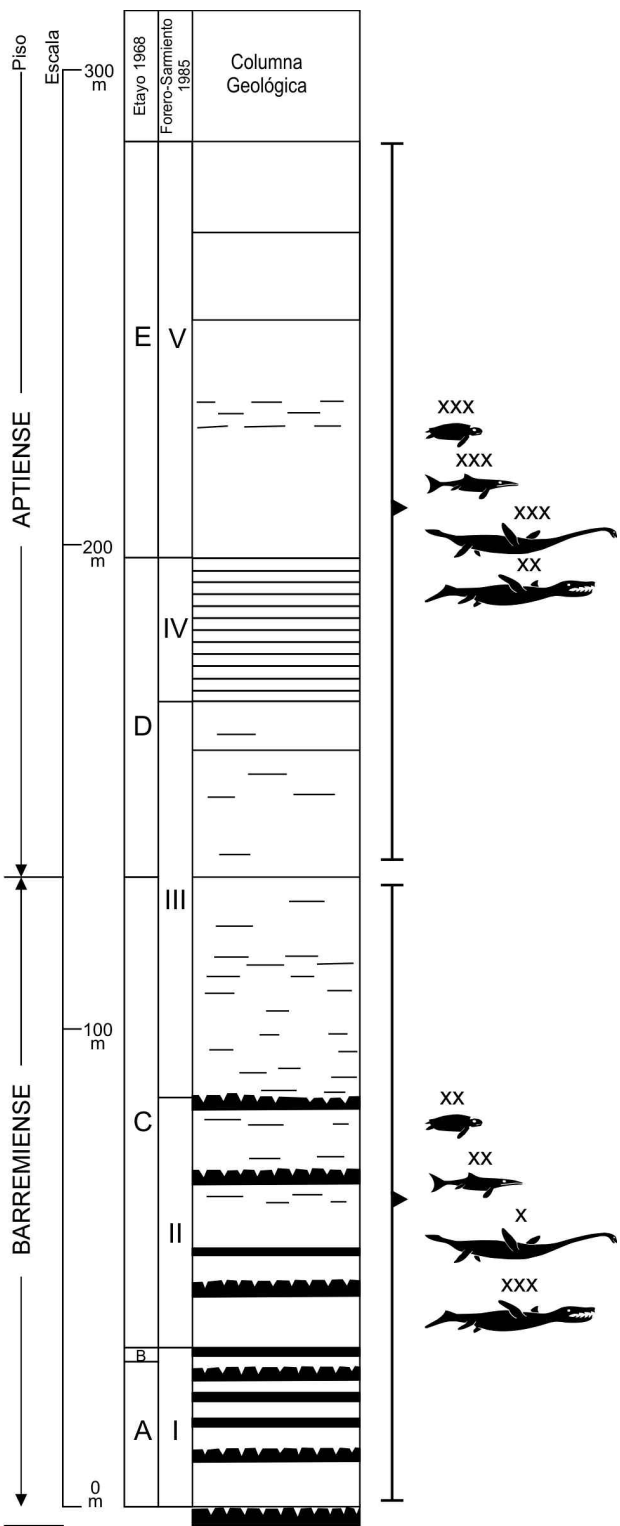
MOSASAUROIDEA Camp, 1923

Una vértebra (SGC MP-13), Turoniense, Grupo Villeta, Yaguará (Huila) (Páramo-Fonseca, 1997a, 2012).

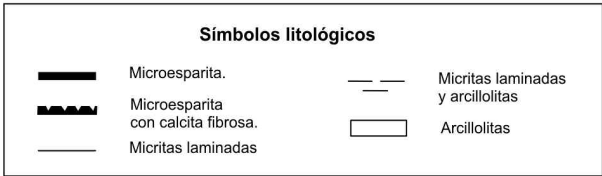
MOSASAURIDAE Gervais, 1853

Una vértebra dorsal (SGC MP-4), Turoniense, Grupo Villeta, Yaguará (Huila) (Páramo-Fonseca, 1997b, 2012).

Fragmento mandíbular (SGC sin número de colección),



**Figura 8.** Localización estratigráfica de los hallazgos hechos en la región de Villa de Leiva. Columna estratigráfica tomada y modificada de Forero y Sarmiento (1985). Simbología como en la figura 5. Número de ejemplares: x, 1; xx, entre 2–5; xxx, entre 6–10; xxxx, entre 11–15.



Coniaciense, Grupo Villeta, Piedras (Tolima) (Hernández-Camacho y De Porta, 1963).

Un cráneo incompleto (SGC IPN-2), Coniaciense, Formación La Luna, Lebrija (Santander) (Páramo-Fonseca, 2012, en preparación).

En la colección del SGC se encuentra un molde de restos fragmentarios craneanos desarticulados (SGC OB 032001-1), Coniaciense-Santonense, Grupo Villeta-Grupo Olini, Bojacá (Cundinamarca).

*Yaguarasaurus columbianus* Páramo, 1994

Un cráneo y primeras vértebras cervicales (UN BRV-68 holotipo) (Páramo, 1991, 1994), restos fragmentarios craneanos y un diente (SGC MP-1, MP-2) (Páramo-Fonseca, 1997b, 2000, 2012), Turoniense superior, Grupo Villeta, Yaguará (Huila).

Un cráneo incompleto con vértebras cervicales y dorsales (SGC MP-14), Turoniense, Grupo Villeta, Itaibe (Cauca) (Páramo-Fonseca, 1997b, 2000, 2012).

*Eonatator coellensis* Páramo-Fonseca, 2013

Esqueleto completo articulado (SGC IGMp881237 holotipo), Campaniense, Nivel de Lutitas y Arenas, Coello (Tolima) (Páramo-Fonseca, 2012, 2013).

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO

La información revisada muestra que Colombia posee una gran riqueza fósil de reptiles marinos del Cretácico, siendo la región de Villa de Leiva la más prolífica hasta ahora (Fig. 8, Tab. 2). No obstante, los estudios publicados solo cubren una parte de esta riqueza. A partir del recuento histórico se puede señalar que en la historia de las publicaciones se manifiesta un significativo aumento en la producción científica desde la década de los 90s que se relaciona con la vinculación de investigadores nacionales a la paleontología de Colombia. La formación de nuevos paleontólogos en el país se ve incentivada en la primera década del siglo XXI, con lo cual el número de las publicaciones sobre nuevos especímenes de reptiles marinos se incrementa a partir del 2010. Los aportes al conocimiento revelan un desarrollo significativo de la actividad paleontológica sobre los reptiles

marinos de Colombia, cuyos resultados permiten vislumbrar por primera vez una historia dinámica en la ocupación, distribución y permanencia de los reptiles marinos en el mar cretácico de Colombia.

La presencia de fósiles de reptiles marinos en Colombia se relaciona íntimamente con la distribución de los sedimentos cretácicos que se encuentran en la Cordillera Oriental (Fig. 6). Estos sedimentos registran la ingresión y

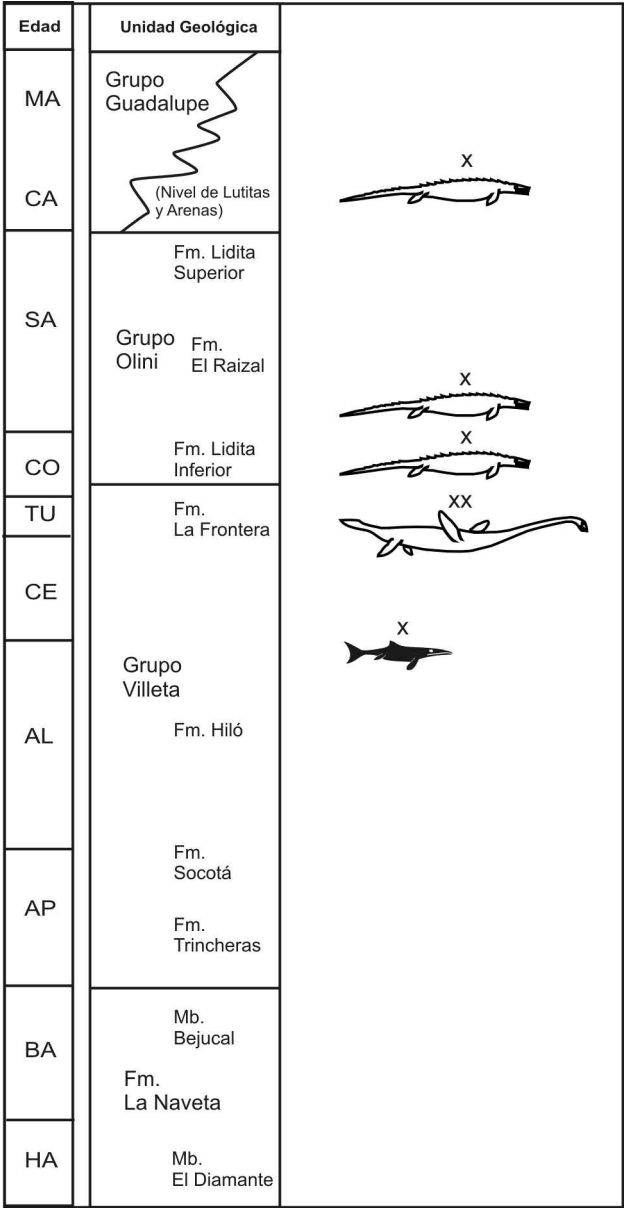


Figura 9. Localización estratigráfica de los hallazgos hechos en los departamentos de Cundinamarca y Tolima. Nomenclatura estratigráfica basada en Etayo-Serna (1979). Simbología como en la figura 5. Número de ejemplares: x, 1; xx, entre 2-5.

TABLA 2. Abundancia de ocurrencias de reptiles marinos cretácicos por localidad geográfica.

		Testudines				Ichthyosauria		Plesiosauria			Mosasauroidea	
		Platycheilidae	Podocnemioidea	Chelonioidae	sin determinar	Ophthalmosauridae	sin determinar	Plesiosauroidea	Pliosauroidea	sin determinar	Mosasauroidea	sin determinar
	Lebrija										x	
S	Zapatoca	xx	xx		x			x				
	Galán								x			
	Villa de Leiva			xxx	xxx		xxxxxx	xxx	xxx	xx		
B	Sutamarchán								x			
	Sáchica				x		xx		xx			
Cu	Guayabal de Siquima						x					
	Bojacá										x	
	Piedras										x	
T	Coello										x	
	Cunday							x				
	Dolores							x				
H	Yaguará										xx	x
Ca	Itaibe										x	

Número de ejemplares: x: 1; xx: 2–5; xxx: 6–10; xxxx: 11–15; xxxxx: 16–20; xxxxxx: más de 20. Departamentos: B: Boyacá; Ca: Cauca; Cu: Cundinamarca; H: Huila; S: Santander; T: Tolima.

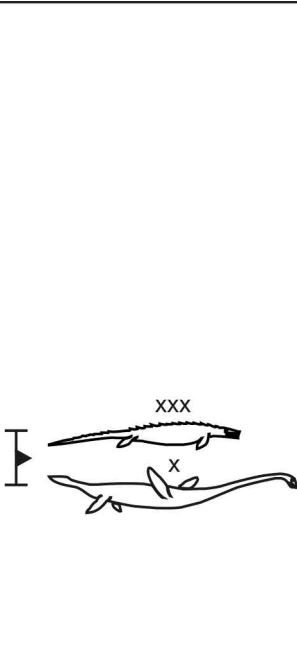
posterior regresión del mar sobre la parte occidental del territorio Colombiano durante el Cretácico (Etaño-Serna *et al.*, 1976). Los estudios adelantados sobre los reptiles marinos han incluido ocurrencias en distintos pisos del Cretácico, abarcando desde el Valanginiense hasta el Campaniense. La información sintetizada muestra que las capas del Cretácico Inferior han brindado dos yacimientos significativos. Por una parte, numerosos especímenes de tortugas y restos aislados de plesiosauros e ictiosauros aparecen en capas del Valanginiense en la región de Zapatoca, Santander (Fig. 7, Tabs. 1–2). Por otra parte, se cuenta con abundante material de la región de Villa de Leiva que incluye ictiosauros, tortugas y plesiosauros del Barremiense y del Aptiense (Fig. 8, Tabs. 1–2). El Cretácico Superior ha ofrecido varios especímenes de mosasauros y algunos plesiosauros en el Turoniense del Valle Superior del Magdalena (Fig. 10, Tab. 1),

así como especímenes aislados de mosasauros en el Coniaciense de la región central del país y, más al norte, en el Campaniense de Santander (Figs. 7, 9, Tab. 1).

Los fósiles de tortugas marinas del Cretácico de Colombia muestran hasta ahora una distribución limitada al Cretácico Inferior de las regiones central y norte de la Cordillera Oriental (Figs. 6–7). Su ocurrencia revela diversidad desde sus primeros registros en el Valanginiense (Tab. 2) y presencia de formas desconocidas en otros lugares del mundo, lo cual sugiere que las tortugas llegaron al mar cretácico de Colombia en tiempos anteriores al Valanginiense.

El registro fósil de ictiosauros muestra una alta concentración de esqueletos en la región central de la Cordillera Oriental, depositados durante el Barremiense y en mayor número durante el Aptiense (Figs. 6–8, Tab. 2). Los especímenes presentan variada morfología lo que sugiere que



Edad	Unidad Geológica	
MA	Fm. Guaduala	
	Fm. Monserrate	
	Nivel de Lutitas y Arenas	
CA	Grupo Olini	
SA		
CO		
TU	Fm. La Frontera	
CE	Grupo Villeta	

**Figura 10.** Localización estratigráfica de los hallazgos hechos en los departamentos de Huila y Cauca. Nomenclatura estratigráfica basada en Etayo-Serna (1994). Simbología como en la figura 5. Número de ejemplares: x, 1; xx, entre 2–5; xxx, entre 6–10.

hubo una gran proliferación y alta diversidad de ictiosaurios durante el Cretácico Inferior en el mar colombiano. La presencia de restos en el Albiense (Fig. 9) revela que los ictiosaurios estuvieron presentes en el mar cretácico de Colombia hasta los finales de su historia.

Los plesiosauroideos están registrados en rocas que abarcan desde el Valanginiense hasta el Turoniense (Tab. 1), los más antiguos en el norte y centro de la Cordillera Oriental y los más recientes en el Valle Superior del Magdalena, en la zona central y sur del país (Figs. 6–10, Tab. 2). Por su parte, los pliosauroideos que se conocen hasta ahora están restringidos al Barremiense y al Aptiense de la zonas central y norte de esta cordillera (Figs. 6–8, Tab. 2), pero mostrando una mayor abundancia (Tab. 2) y variedad que los plesiosauroideos de estos mismos pisos. Este panorama sugiere que los plesiosauros de cuello largo conquistaron las aguas del mar cretácico de Colombia desde los inicios de la ingresión marina y se fueron extendiendo por las nuevas áreas inundadas, mientras que los de cuello corto se instalaron en la zona central y se diversificaron rápidamente. A pesar de que la información relativa a la edad de los reptiles marinos

encontrados en la región de Villa de Leiva es incompleta, es interesante observar que se percibe un aumento en la cantidad de especímenes de ictiosaurios, tortugas y plesiosauroideos hallados en el Aptiense con relación a la de los hallados en el Barremiense (Fig. 8). A diferencia de estos, los pliosauroideos no muestran este aumento.

Los mosasaurios parecen estar representados a lo largo de la Cordillera Oriental (Fig. 6, Tab. 2) en niveles que incluyen casi todo el Cretácico Superior (Figs. 7, 9–10, Tab. 1), desde el Turoniense, que corresponde al tiempo en que los mosasaurios aparecieron en los mares del mundo, hasta el Campaniense, cuando se acercan al final de su historia. Esta distribución sugiere una amplia existencia y permanencia de mosasaurios en el mar cretácico de Colombia, lo cual en combinación con la excelente preservación de sus restos, representa un importante potencial de estudio para la paleontología colombiana.

Para todos los grupos, los especímenes determinados corresponden, al nivel de géneros o especies, a formas diferentes a las conocidas en el mundo. El único espécimen del Valanginiense determinado, la tortuga *Notoemys zapatoensis* muestra su mayor afinidad con una forma de finales del Jurásico de Argentina (Cadena y Gaffney, 2005). Los elasmosaurios y los pliosauroideos del Barremiense y Aptiense colombianos son morfológicamente más próximos a las formas contemporáneas australianas y a las norteamericanas posteriores (turonieneses) (Welles, 1962; Hampe, 1992). Para los ictiosaurios del Barremiense–Aptiense las formas colombianas estudiadas hasta ahora no muestran afinidades marcadas con las formas contemporáneas; solo se puede mencionar la mayor proximidad morfológica craneana de *P. sachicarum* con la forma norteamericana *Platypterygius americanus* de edad posterior (Albiense–Cenomaniense) (Páramo-Fonseca, 1997a). Los mosasaurios colombianos muestran una cercana afinidad con las formas que habitaron en el mar interior de Norteamérica desde el Turoniense hasta el Campaniense (Polcyn y Bell, 2005; Páramo-Fonseca, 2013). Así, de manera general las formas presentes en Colombia muestran para el Cretácico Inferior una mayor afinidad con formas del hemisferio sur, mientras que las del Cretácico Superior lo hacen con formas del hemisferio norte.

## CONCLUSIONES

La revisión que se presenta aquí indica que los restos de reptiles marinos son abundantes en Colombia y que su estudio es aún limitado. Las continuas manifestaciones de fósiles de esqueletos y restos craneanos bien preservados han despertado paulatinamente el interés de los investigadores nacionales, quienes en las dos últimas décadas se han vinculado activamente a la labor de exploración, preparación, descripción y estudio de estos restos. En los últimos años ha crecido la vinculación de estudiantes al estudio de los reptiles marinos, lo cual asegura un desarrollo incremental de su conocimiento. Este alentador panorama muestra que la paleontología de los reptiles marinos en Colombia está actualmente consolidando sus bases.

El conocimiento alcanzado hasta ahora permite obtener un primer panorama de la historia de los reptiles marinos que habitaron en el mar cretácico de Colombia. Las características de las ocurrencias en las capas del Cretácico sugieren que las condiciones del mar que inundó la parte occidental de Colombia durante este período fueron favorables para el desarrollo y permanencia de distintos grupos de reptiles marinos y para la preservación de sus restos. Estas condiciones dejaron una gran riqueza fósil de restos de reptiles marinos que se manifiesta a lo largo de la Cordillera Oriental de Colombia. Los registros más antiguos corresponden a restos de tortugas, ictiosaurios y plesiosauroideos de edad Valanginiense. Las primeras se registran solo hasta el Aptiense, mientras que los segundos lo hacen hasta el Albiense y los últimos hasta el Turoniense. Los pliosauroideos por su parte se restringen al lapso Barremiense–Aptiense. En Villa de Leiva se registra un cambio en la abundancia relativa de especímenes de los distintos grupos, entre el piso Barremiense y el Aptiense, lo cual sugiere cambios en las condiciones paleoecológicas para ese lapso de tiempo. Finalmente los mosasaurios muestran una amplia permanencia durante el Cretácico Superior.

La buena preservación, la ubicación en el extremo noroccidental de Suramérica y la distribución estratigráfica de los fósiles de reptiles marinos de Colombia constituyen un invaluable potencial de información para el conocimiento de la paleo-herpetofauna marina que habitó durante el Cretácico en los mares del mundo.

## REFERENCIAS

- Acosta, C., Huertas, G. y Ruíz, P. 1979. Noticia preliminar sobre el hallazgo de un presunto *Kronosaurus* (Reptilia: Dolichorhynchopidae) en el Aptiano Superior de Villa de Leyva, Colombia. *Lozanía, Acta Zoológica Colombiana* 28: 1–7.
- Bardet, N. 1992. Stratigraphic evidence for the extinction of the ichthyosaurs. *Terra Nova* 4: 649–656.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X. y Jalil, N.E. 2003. A new mosasauroid (Squamata) from the Late Cretaceous (Turonian) of Morocco. *Comptes Rendus Palevol* 2: 607–616.
- Baur, G. 1887. On the morphology and origin of the Ichthyopterygia. *American Naturalist* 21: 837–840.
- Baur, G. 1893. Notes on the classification of the Cryptodira. *American Naturalist* 27: 672–675.
- Botero-Restrepo, G. 1945. [Localidad fosilífera de vertebrados e invertebrados en Leiva, Departamento de Boyacá. Informe del Servicio Geológico Nacional, No. 495, Bogotá, 7 p. Inédito.].
- Bräm, H. 1965. Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen* 83: 1–190.
- Bürgl, H. 1954. El Cretácico Inferior en los alrededores de Villa de Leiva, Boyacá. *Boletín Geológico del Instituto Geológico Nacional* 2: 5–22.
- Cadena, E.A. 2011a. Potential earliest record of Podocnemidoid Turtles from the Early Cretaceous (Valanginian) of Colombia. *Journal of Paleontology* 85: 877–881.
- Cadena, E.A. 2011b. First record of eucryptodiran turtles from the Early Cretaceous (Valanginian), at the northernmost part of South America. *South American Journal of Herpetology* 6: 49–53.
- Cadena, E.A. y Gaffney, E.S. 2005. *Notoemys zapatoensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platychelyidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates* 3470: 1–19.
- Cadena, E.A. y Parham, J.F. 2015. Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia. *PaleoBios* 32: 1–42.
- Cadena, E.A., Jaramillo, C.A. y Bloch, J.I. 2013. New material of the Platychelyid turtle *Notoemys zapatoensis* from the Early Cretaceous of Colombia; implications for understanding Pleurodira evolution. En: D.B. Brinkman, P.A. Holroyd y J.D. Gardner (Eds.), *Morphology and evolution of turtles, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, p. 105–120.
- Caldwell, M.W. y Palci, A. 2007. A new basal mosasauroid from the Cenomanian (U. Cretaceous) of Slovenia with a review of mosasauroid phylogeny and evolution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 863–890.
- Camp, C.L. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 289–481.
- Caracol Radio, 2015. Hallan nuevo fósil en Villa de Leyva. *Caracol Radio*, 15 de abril 2015. World Wide Web: [http://caracol.com.co/radio/2015/04/15/regional/1429068300\\_718487.html](http://caracol.com.co/radio/2015/04/15/regional/1429068300_718487.html)
- Carpenter, K. 1999. Revision of North American elasmosaurs from the Cretaceous of the Western Interior. *Paludicola* 2: 148–173.
- Cope, E.D. 1864. On the limits and relations of the Raniformes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 16: 181–183.
- Cope, E.D. 1868. On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 20: 242–300.
- Cope, E.D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North America, Part 1. *Transactions of the American Philosophical Society (new series)* 14: 1–252.

- Cope, E.D. 1872. A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata. *Proceedings of the American Philosophical Society* 12: 422–433.
- de Blainville, H.D. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'érpetologie et d'amphibiologie. *Nouvelles annales du Muséum d'Histoire naturelle* 4: 233–296.
- de la Fuente, M. y Goñi, R. 1983. Primeras tortugas cretácicas marinas de Colombia. *Geología Norandina* 7: 43–48.
- Etayo-Serna, F. 1968. El Sistema Cretácico en la región de Villa de Leyva y zonas próximas. *Geología Colombiana* 5: 14–25.
- Etayo-Serna, F. 1979. Zonation of the Cretaceous of central Colombia by ammonites. *Publicaciones Geológicas Especiales del INGEOMINAS* 2: 1–186.
- Etayo-Serna, F. 1994. Epílogo: A modo de Historia Geológica del Cretácico en el Valle Superior del Magdalena. En: Etayo-Serna (Ed.), *Estudios Geológicos del Valle Superior del Magdalena*. Publicación Ecopetrol-Universidad Nacional de Colombia, W. Taller Editorial LTDA, Bogotá, p. 1–5.
- Etayo-Serna, F., Renzoni, G. y Barrero, D. 1976. Contornos Sucesivos del Mar Cretáceo en Colombia. *Primer Congreso colombiano de Geología, Memorias*: 217–252.
- Forero, O.H. y Sarmiento, R.L.F. 1985. La facies evaporítica de la Formación Paja en la región de Villa de Leyva. En: F. Etayo-Serna y F. Lavede (Eds.), *Proyecto Cretácico*. Publicaciones Geológicas Especiales del INGEOMINAS, 16, Bogotá, p. 1–16.
- Gaffney, E.S. 1975. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 155: 389–436.
- Gervais, P. 1853. Observations relatives aux reptiles fossiles de France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 36: 374–377, 470–474.
- Gómez, J.C. 2013. [*Estudio de Restos Fósiles de Pliosaurio del Cretácico Inferior de Villa de Leyva*. Trabajo de grado, Departamento de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, 21 p. Inédita.].
- Gómez-Pérez, M. 2001. [*Estudio morfológico y taxonómico del cráneo de un reptil marino proveniente de capas de la Formación Paja, quebrada Pavachoque, municipio de Sutamarchán*. Tesis de pregrado, Departamento de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, 132 p. Inédita.].
- Gómez-Pérez, M. 2008. [*The palaeobiology of an exceptionally preserved colombian pliosaur (Sauropterygia: Plesiosauria)*. Ph.D. dissertation, University of Cambridge, Neuman College, Cambridge, 243 p. Inédita.].
- Gómez-Pérez, M. y Noè, L. 2009. A pliosaur from the Lower Cretaceous of Colombia: the implications of a new genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, Supplement Abstracts of Papers 3: 107A.
- Goñi, R. y Gasparini, Z.B. 1983. Nuevos restos de '*Alzadasaurus colombiensi*' (Reptilia, Plesiosauria) del Cretácico temprano de Colombia. *Geología Norandina* 7: 49–54.
- Gray, J.E. 1825. A synopsis of the genera of reptiles and amphibia, with a description of some new species. *Annals of Philosophy, New Series* 10: 193–217.
- Guzmán, G. 1985. Los Grifidos infracretácicos *Aetostreon coulonyi* y *Ceratostreon boussingaulti*, de la Formación Rosablanca como indicadores de oscilaciones marinas. En: F. Etayo-Serna y F. Lavede (Eds.), *Proyecto Cretácico*. Publicaciones Geológicas Especiales del INGEOMINAS, 16, Bogotá, 1–16.
- Hampe, O. 1992. Ein großwüchsiger Pliosauride (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main* 145: 1–32.
- Hampe, O. 2005. Considerations on a *Brachauchenius* skeleton (Pliosauroidae) from the lower Paja Formation (late Barremian) of Villa de Leyva area (Colombia). *MitteMuseum für Naturkunde* 8: 37–51.
- Hernández-Camacho, J. y De Porta, J. 1963. El primer ictiosaurio del Cretácico de Colombia. *Boletín de Geología, Universidad Industrial de Santander* 12: 77–83.
- Hubach, E. 1931. [*Geología petrolífera del departamento de Norte de Santander*. Informe del Servicio Geológico Nacional, No. 176, parte A, Bogotá, 218 p. Inédito.].
- Hubach, E. 1942. [*El plesiosaurio de Leiva, Departamento de Boyacá*. Informe del Servicio Geológico Nacional, No. 852, Bogotá, 7 p. Inédito.].
- Huertas, G. 1971. *Theobroma verum*. *Mutisia Acta Botánica Colombiana* 34: 1–10.
- Konishi, T. y Caldwell, M.W. 2011. Two new plioplatecarpine (Squamata, Mosasauridae) genera from the Upper Cretaceous of North America, and global phylogenetic analysis of plioplatecarpines. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 754–783.
- McGowan, C. 1972. The systematics of Cretaceous ichthyosaurs with particular reference to the material from North America. *Contributions to Geology* 11: 9–29.
- Moreno, C. 2010. Descubren fósil prehistórico de depredador marino. *UN Periódico*, 13 de marzo 2010. World Wide Web: <http://www.unperiodico.unal.edu.co/dper/article/>
- Nicholls, E.L. y Meckert, D. 2002. Marine reptiles from the Nanaimo Group (Upper Cretaceous) of Vancouver Island. *Canadian Journal of Earth Sciences* 39: 1591–1603.
- Padilla, C. y Parra, M. 2009. Acid preparation of fossils using sulfamic acid, a weak organic acid, and its advantages over acetic and formic acid preparation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, Supplement Abstracts of Papers 3: 160A.
- Padilla, C.B., Páramo, M.E., Noè, L., Gómez, M. y Parra, M.L. 2010. Acid preparation of large vertebrate specimens. *Geological Curators Group* 9: 213–220.
- Palci, A., Caldwell, M.W. y Papazzoni, C.A. 2013. A new genus and subfamily of mosasaurs from the Upper Cretaceous of Northern Italy. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 599–612.
- Páramo, M.E. 1991. [*Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico superior en Yaguará (Huila)*. Tesis de pregrado, Departamento de Geociencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. 112 p. Inédita.].
- Páramo, M.E. 1994. Posición sistemática de un reptil marino con base en los restos fósiles encontrados en capas del Cretácico superior en Yaguará Huila. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 72: 63–80.
- Páramo-Fonseca, M.E. 1997a. *Platypterygius sachicarum* (Reptilia, Ichthyosauria) nueva especie del Cretácico de Colombia. *Revista Ingeominas* 6: 1–12.
- Páramo-Fonseca, M.E. 1997b. [*Les vertébrés marins du Turonien de la Vallée Supérieure du Magdalena, Colombie, systématique, paléoécologie et paléobiogéographie*. Thèse de Doctorat, Université de Poitiers, Poitiers, 174 p., 25 pls. Inédita.].
- Páramo-Fonseca, M.E. 2000. *Yaguasaurus columbianus* (Reptilia, Mosasauridae), a primitive mosasaur from Turonian (Upper Cretaceous) of Colombia. *Historical Biology* 14: 121–131.
- Páramo-Fonseca, M.E. 2012. Mosasauroids from Colombia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 183: 103–109.
- Páramo-Fonseca, M.E. 2013. *Eonator coellensis* nov. sp. (Squa-

- mata: Mosasauridae), a new species from the Upper Cretaceous of Colombia. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 37: 499–518.
- Páramo, M., Etayo-Serna, F., Gómez-Pérez, M., Padilla, C. y Noè, L. 2009. New marine reptiles from the Cretaceous of Central Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, *Supplement Abstracts of Papers* 3: 161A.
- Polcyn, M.J. y Bell, G.L. Jr. 2005. *Russellosaurus coheni* n. gen., n. sp., a 92 million-year-old mosasaur from Texas (U.S.A.), and the definition of the parafamily Russellosaurina. *Netherlands Journal of Geosciences* 84: 321–333.
- Posada-Swofford, A. 2014. Colombia devela un impresionante depósito de fósiles marinos de hace más de 100 millones de años. *Scientific American Español*, 16 de octubre 2014. World Wide Web: <http://www.scientificamerican.com/español/noticias/>
- Royo y Gómez, J. 1943. Rocas y fósiles del Cretácico de la región de Ubaté (Norte de Cundinamarca). Informe del Servicio Geológico Nacional, No. 326. En: Edición del Servicio Geológico Nacional (Ed.), *Compilación de los estudios geológicos oficiales en Colombia*, Tomo 22. Bogotá, p. 115–120.
- Seeley, H.G. 1874. Note on some of the generic modifications of the plesiosaurian pectoral arch. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 30: 436–449.
- Smith, D.T.J. 1989. [The cranial morphology of fossil and living sea turtles (*Cheloniidae*, *Dermochelyidae* and *Desmatochelyidae*). Ph.D. Dissertation, School of Geological Sciences Kingston Polytechnic, Surrey, England, 310 p. Inédita.].
- UCMP. 2015. Fossil Collections. En: UCMP Editors, *University of California Museum of Paleontology*. World Wide Web: <http://ucmpdb.berkeley.edu/cgi/ucmp>
- Welles, S.P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *University of California, Memoirs* 13: 125–254.
- Welles, S.P. 1962. A new species of elasmosaur from the Aptian of Colombia and a review of the Cretaceous plesiosaurs. *University of California Publications in the Geological Sciences* 44: 1–96.
- Williston, S.W. 1894. A new turtle from the Benton Cretaceous. *Kansas University Quarterly* 3: 5–18.
- Zárate, G. 2006. En Villa de Leyva desentierran un gran fósil marino. *El Tiempo*, 16 de enero 2006. World Wide Web: <http://www.eltiempo.com/archivo/documento/MAM-1885041>

**Recibido:** 12 de junio 2015

**Aceptado:** 19 de octubre 2015



# THE LOST WORLD OF GEORGES CUVIER: MOSASAURIDS FROM THE CAMPANIAN MEUDON CHALK (FRANCE)

NATHALIE BARDET<sup>1</sup> AND ALAIN GALOYER<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Sorbonne Universités, CR2P CNRS-MNHN-UPMC, Département Histoire de la Terre, Muséum National d'Histoire Naturelle, CP 38, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France. [bardet@mnhn.fr](mailto:bardet@mnhn.fr)

<sup>2</sup>91 rue de Paris, 92190 Meudon, France.

**Abstract.** The Late Campanian white Chalk of Meudon, a city located in the suburbs of Paris (France), has yielded during the 19<sup>th</sup> century several mosasaurid remains consisting mainly in isolated teeth, most being nowadays lost. These specimens, which history is associated to the most famous French palaeontologists of that time like Georges Cuvier, Paul Gervais and Albert Gaudry, represent the earliest mosasaurid discoveries from France. As such, they are precious and unique witnesses of a lost world. In this paper, an historical approach has been privileged, focusing on the history of their discovery and how they were originally perceived and interpreted by Cuvier and others. On a systematical point of view, the material is referred mostly to indeterminate species of the tylosaurine genus *Hainosaurus* but also of the plio-platecarpine *Plioplatecarpus* and possibly of the mosasaurine *Prognathodon*, attesting of the occurrence of the three major clades of mosasaurids in this Late Campanian marine vertebrate fauna of France.

**Key words.** Mosasaurids. Campanian. Chalk. Meudon. France.

**Resumen.** EL MUNDO PERDIDO DE GEORGES CUVIER: LOS MOSASAURIOS DE LA CRETA CAMPANIENSE DE MEUDON (FRANCIA). La Creta blanca de edad Campaniense superior de Meudon, una ciudad situada en las afueras de París (Francia), ha proporcionado durante el siglo XIX diversos restos de mosasaurios que consisten esencialmente en dientes aislados, la mayoría de ellos hoy con paradero desconocido. Estos especímenes, cuya historia está asociada con los más famosos paleontólogos franceses de la época, como Georges Cuvier, Paul Gervais y Albert Gaudry, representan los más antiguos descubrimientos de mosasaurios en Francia. Como tales, son testimonios históricos valiosos y únicos de un mundo perdido. En este trabajo, se ha privilegiado un enfoque histórico, centrado en la historia de su descubrimiento y cómo fueron originalmente percibidos e interpretados por Cuvier y otros naturalistas. Desde un punto de vista sistemático, el material se asigna en su mayoría a especies indeterminadas del tilosaurino *Hainosaurus*, pero también del plioplatecarpino *Plioplatecarpus* y posiblemente del mosasaurino *Prognathodon*, lo que refleja la presencia de los tres clados mayores de mosasaurios en esta fauna de vertebrados marinos del Campaniense superior de Francia.

**Palabras clave.** Mosasaurios. Campaniense. Creta. Meudon. Francia.

MOSASAURIDS, a highly diversified and widespread clade of marine squamates living during the Late Cretaceous (*i.e.*, Bardet *et al.*, 2014) are known in France by numerous specimens (see Bardet, 2012 for a review). In the Paris Basin, several outcrops are known but, since the 19<sup>th</sup> century, very little attention has been paid to that of Meudon, despite its historical significance that will be point out here.

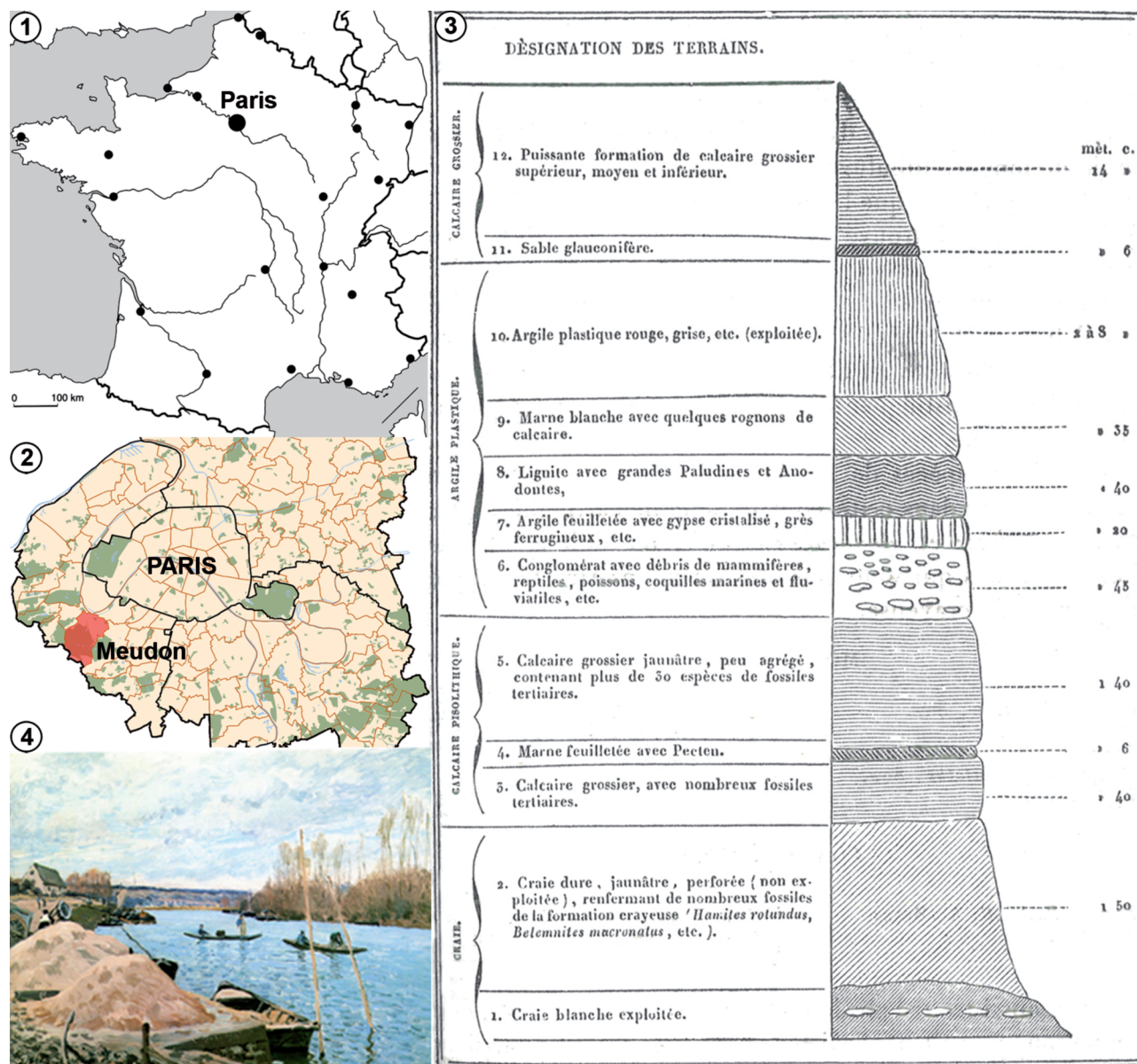
The city of Meudon (Hauts-de-Seine Department, Ile-de-France Region) is located in the close Southwestern suburbs of Paris, cradle of French Impressionism (Fig. 1.1–2). Meudon locality is famous for the production of the *Blanc de Meudon* (also called *Meudon White*, *Paris White* or *Spain*

*White*), a substance obtained by mixing crushed chalk with water and having a wide range of uses. Meudon is also well known by paleontologists since the 19<sup>th</sup> century for two vertebrate-bearing geological formations, the Campanian Chalk and the Sparnacian Conglomerate (*i.e.*, d'Orbigny, 1836) (Fig. 1.3).

At Meudon and neighbouring cities like Issy-les-Moulineaux, Bougival, Port-Marly, and Louveciennes, better known by Impressionist paints of Sisley (Fig. 1.4) and Monet, the Late Cretaceous Chalk is a very pure white chalk (Bardet and Buffetaut, 2011). It is exploited since at least the 18<sup>th</sup> century and quarried in an extensive network of under-

ground galleries. At this time, the chalk exploitations were open-air but they rapidly became underground due to the scarcity of available extraction surface in the Meudon area. The first underground galleries were chaotic in organization and relatively small (2–3 m high) but later, due to stricter Engineering rules to reduce accidents, new requirements for a more rational and safer exploration of the quarries

were applied, such as for example a more regular gallery network, largest dimensions for the galleries (6 m high and 5 m wide), etc. In the 19<sup>th</sup> century, the quarry exploitation reached its apogee in the Meudon region, with several factories functioning, and an extensive network of underground galleries developed on four levels and more than 8 km. Around 1930, the exploitation of the chalk was gradually



**Figure 1.** Geographical and stratigraphical locations of the Meudon Chalk (France). 1–2, map of France with details of the Paris region and the location of the city of Meudon (in red) in its southwestern suburb (from Wikipedia); 3, synthetic stratigraphical column of the Mesozoic and Cenozoic sedimentary rocks around Paris (from d'Orbigny, 1836). The lowermost level is the Upper Campanian White Chalk that crops out at Meudon; 4, Alfred Sisley's painting 'La Seine à Port-Marly' (1875 – The Art Institute, Chicago, USA) showing an unusual landscape that should have been very similar in Meudon: the Seine banks not as a leisure place but as an industrial one with rock exploitation.

abandoned and the galleries converted into either wine cellars or reused for cultivation of Paris' mushrooms (until the 1950s). Today, although some of the quarries in neighbouring towns are still used as wine cellars or storage spaces, those at Meudon are abandoned and closed to the public but there are local interests to save and consider them as a natural and human heritage.

The Meudon Chalk is Late Campanian in age (*Belemnitella mucronata* Zone) and contains abundant invertebrate fossils, including sponges, annelids, echinoids, brachiopods, bryozoans, bivalves, belemnites and ammonites, as well as scarcer vertebrate remains firstly listed by Hébert (1855), including mainly selachian teeth. As an example, the holotype of the sawfish *Onchosaurus* (in Gervais 1848–1852) comes from here (Cappetta, 1987; Corral *et al.*, 2012). As cited by d'Orbigny (1836), the faunal list also includes fish as well as reptile remains, including 'crocodilian teeth' (most probably mosasaurid ones), turtles, as well as an *Iguanodon*-like dinosaur, which report has never been substantiated (E. Buffetaut, pers. comm.). The vertebrate fauna from the Meudon Chalk is much in need of revision, as it has not been studied since the end of the 19<sup>th</sup> century.

The aim of this paper is to make an historical overview of the mosasaurid remains found in the Meudon Campanian Chalk, some being preserved in the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) of Paris (France), other being lost (or not currently found).

## HISTORICAL ACCOUNT

Several mosasaurid remains were found in the Meudon Campanian Chalk. Though they are mainly isolated teeth and

jaw fragments, they are historical specimens representing the earliest mosasaurid discoveries from France. They are also associated to most famous French naturalists and palaeontologists of the 19<sup>th</sup> century. Indeed, most specimens have been found by Alexandre Brongniart and Charles d'Orbigny (brother of Alcide) and described by Georges Cuvier (1824, 1836), Paul Gervais (1848–1852), Edmond Hébert (1855) and Albert Gaudry (1892). The remains were generally referred at this time to either *Leiodon anceps* (now considered a *nomem dubium*, Schulp *et al.*, 2008) or *Mosasaurus camperi* (= *Mosasaurus hoffmannii* Mantel, 1829), but a recent review referred most of them to *Hainosaurus* sp. (see Bardet, 2012).

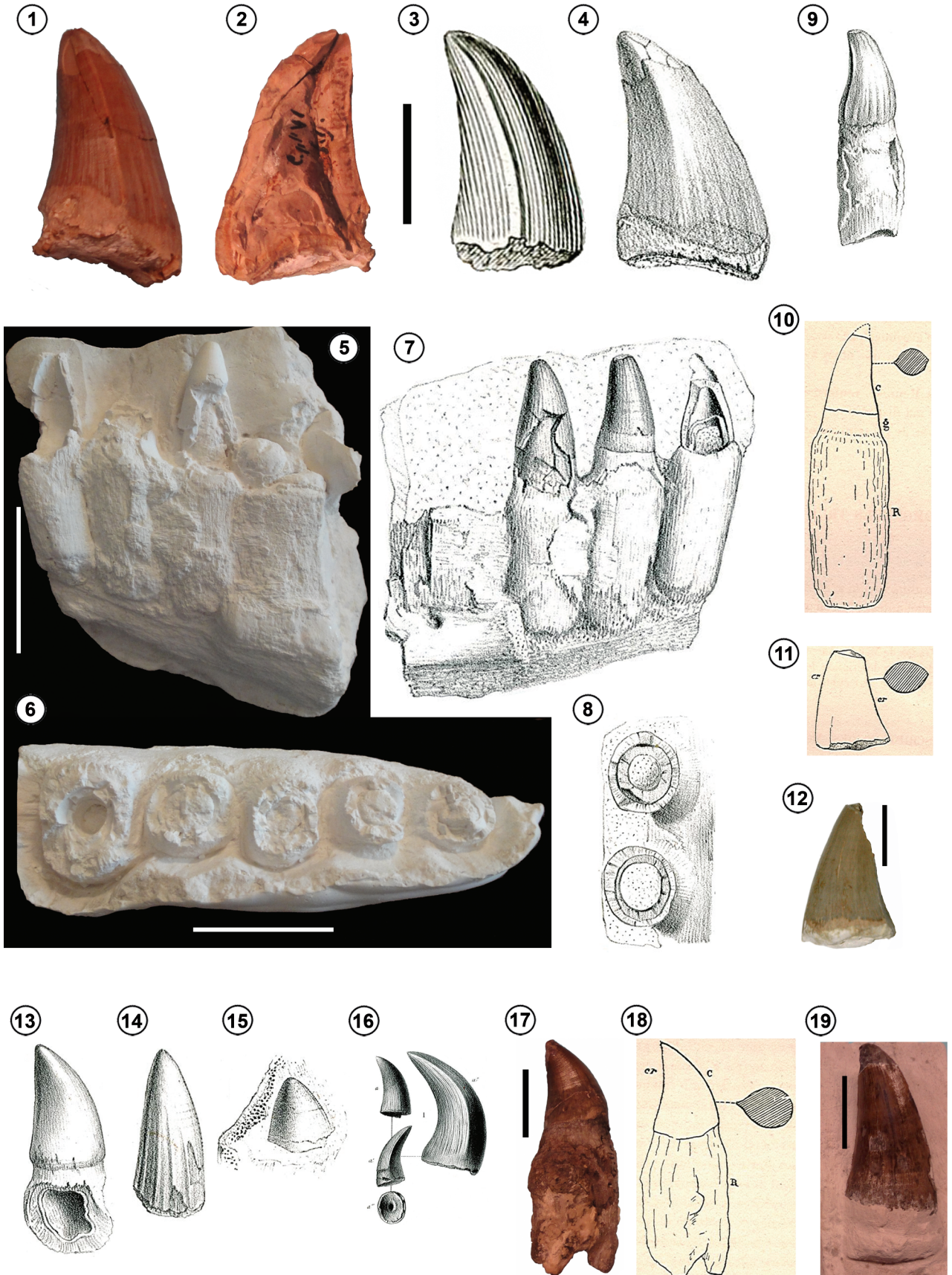
### *The Georges Cuvier's tooth: the first mosasaurid described from France*

MNHN 8711 (Fig. 2.1–2) is preserved in the MNHN collections of Paleontology. It represents the first mosasaurid remain to have been found and described from France. It has been found in the Meudon Chalk by the naturalist Alexandre Brongniart, friend of Georges Cuvier. Together, they worked from 1804 to 1808 on a monumental work, their *Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris* accompanied by a splendid hand-colored geological map of the Paris Basin (Cuvier and Brongniart, 1811) whose ambition was to identify and map all the sedimentary formations of the Paris Basin (see Taquet, 2009 for details). It is probably during one of his numerous geological fieldtrips around Paris that Alexandre Brongniart discovered this tooth.

It was described by the famous anatomist Georges Cuvier in his *Recherche sur les Ossements Fossiles* (Cuvier, 1824, p. 160, pl. 6, fig. 9) (Fig. 2.3). In this work as well as in the later

**Figure 2.** Mosasaurids from the Late Campanian Meudon Chalk (France). The Cuvier's tooth: **1–2**, MNHN 8711, original specimen in labial and lingual views. Note on the lingual view the black ink inscription: "C (for Cuvier) pl VI f. (for figure) 9. Craie de Meudon"; **3**, drawing by Cuvier (1824, pl. 6, fig. 9); **4**, drawing by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 6). **The d'Orbigny's specimens:** **5**, **7**, cast of a fragment of jaw (now lost) and its drawing by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 2) (Note that because of the reproduction process at this time it appears as a mirror); **6**, **8**, cast of a fragment of jaw (now lost) and its drawing by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 1); **9**, drawing of an isolated tooth (now lost) figured by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 9); **10**, drawing of a tooth being part of the jaw fragment (E–G) figured by Gaudry (1892, fig. 1); **11**, drawing of an isolated tooth (now lost) found with the jaw fragment (E–G) figured by Gaudry (1892, fig. 2). **12**, MNHN Gg2004/5569, unpublished isolated tooth (figured here for the first time) that could correspond to one of the three isolated teeth found by d'Orbigny, but not the one figured by Gervais (I) nor the one by Gaudry (K). **The Gervais's specimens:** **13**, drawing of an isolated tooth (now lost) figured by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 7); **14**, drawing of an isolated tooth (now lost) figured by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 8); **15**, drawing of an isolated tooth (now lost) figured by Gervais (1848–1852, pl. 59, fig. 25). **The Hébert's tooth:** **16**, drawing of an isolated tooth (now lost) figured by Hébert (1855, pl. 27, fig. 1). **The Gaudry's tooth:** **17–18**, MNHN 1892-11, original specimen and its drawing figured by Gaudry (1892, fig. 3). **Other specimen preserved in the MNHN collections:** **19**, MNHN 1897-15, 9, unpublished isolated tooth (figured here for the first time). Scales bars= 2 cm in 1–4, 12, 17–18; 5 cm in 5–8. Others drawings not at scale.







editions (Cuvier, 1836), he dedicated only a short descriptive paragraph to this tooth and referred it invariably to a crocodile. He wrote (Cuvier, 1824, p. 160): "*D'une dent de crocodile de la craie de MEUDON. Elle m'a été donnée par M. Brongniart, et je la représente, pl. VI, fig. 9. Elle est fendue longitudinalement, et on n'en possède qu'une moitié. Son diamètre à la base est de 0,027, et sa hauteur de 0,04. sa forme, sa courbure, l'arête légère qui règne sur un de ses côtés, la rendent très-semblable à celle des crocodiles ordinaires. L'individu dont elle provient devoit être long à peu près de vingt pieds*" [On a crocodile tooth from the MEUDON Chalk. It has been given to me by Mr. Brongniart, and I represent it, pl. VI, fig. 9. It is longitudinally split, and we have only half of it. Its basal diameter is 0.027, and its height 0.04. Its shape, its curvature, the slight ridge occurring on one of its side, renders it very similar to that of ordinary crocodiles. The individual from which it comes should have been about twenty feet long].

As underlined by Gaudry (1892, p. 10–11), it is rather surprising that Cuvier, who was the first to interpret mosasaurids as squamates in his detailed description of the *Grand Animal Fossile des Carrières de Maestricht* (Cuvier, 1808) –holotype of the first mosasaurid historically named (*Mosasaurus hoffmanni*)– didn't recognise the isolated Meudon tooth as a mosasaur and rather attributed it to a crocodile.

This tooth was then regarded by Gray (1831) as belonging to the crocodile *Crocodylus brongniarti*.

Gervais in his book *Zoologie et Paléontologie françaises* (Gervais, 1848–1852, Tome 1, p. 261 and Tome 2, p. 7) referred this tooth accurately to a mosasaur, namely to *Mosasaurus camperi* (= *Mosasaurus hoffmanni*) and figured it (Gervais, 1848–1852, pl. 60, fig. 6) (Fig. 2.4).

Later, for an obscure and unknown reason, Hébert (1855, p. 346) wrote that the tooth figured by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 6) was not the one described by Cuvier (1824, pl. 6, fig. 9). He thus described it differently and referred the Cuvier's tooth to *Crocodylus brongniarti* and the (supposed) Gervais's one to *Mosasaurus* sp.! Though Cuvier drawing is indeed approximate (Fig. 2.3), his description – though brief – is perfectly clear, leading to no possible confusion: as mentioned by Gaudry (1892, p. 10–11), a view we recently confirmed (Bardet, 2012), the tooth described by Cuvier and the one figured by Gervais are the same.

Moreover, MNHN 8711 fits perfectly with Gervais's drawing (Fig. 2; compare 1, 3 and 4) and on the broken side of the tooth is vertically written with black ink the references of Cuvier ('C.'), of his plate ('pl VI') and figure ('f'), as well as the occurrence of the tooth (the Meudon Chalk) as follows: "C. pl VI f. 9. Craie de Meudon". This tooth has been referred to *Hainosaurus* sp. by Bardet (2012, p. 39).

### **The Charles d'Orbigny's specimens**

In 1836, the naturalist Charles d'Orbigny, brother of Alcide d'Orbigny wrote (1836, p. 282): "*Dans la craie blanche exploitée, que l'on voit à la partie la plus inférieure du terrain de Meudon, j'ai recueilli, à une assez grande profondeur, non seulement plusieurs grosses dents de Crocodiles, mais de plus, un fragment de Poisson et une Tortue marine ayant environ 15 pouces de long. Ce dernier reptile, que malheureusement je n'ai pu avoir qu'en fragmens, à cause de son peu de consistance, n'avait point encore été cité dans la craie blanche*" [In the exploited white chalk, that is visible at the lowermost part of the Meudon series, I have found, at a considerable depth, not only several large crocodilian teeth, but also, a Fish and a marine Turtle fragments, this last one being about 15 inches long. This last reptile, that unfortunately I have been able to recover only fragments, because of his lack of consistency, had not yet been mentioned in the white chalk].

A year later, in a report about the different stratigraphical levels around Paris, from the basalmost Campanian Chalk to the uppermost Sparniacian Plastic Clays (Fig. 1.3), he mentioned again that he found in the exploited basal White Chalk of Meudon a fish fragment, a turtle fragment (same sentences than in 1836) and "*une partie de mâchoire garnie de ses dents et quelques autres os d'un grand Saurien qui, suivant M. Laurillard, est analogue au Mosasaurus de la craie de Maestricht*" [a part of a jaw with its teeth and some other bones of a large Saurian which, according to M. Laurillard, is similar to the *Mosasaurus* of the Maestricht chalk] (d'Orbigny, 1837, p. 5). He also mentioned in the basal conglomerate of the Plastic Clay Formation, several fossils reworked from the Chalk, including mosasaurid ones, that were "*Trois dents et une tête ou partie supérieure d'humérus d'un grand saurien, très voisin du Mosasaurus ou Monitor de la craie de Maëstricht*" [three teeth and one head or proximal portion of an humerus of a large saurian, very close to the *Mosasaurus*

or *Monitor* of the Maëstricht Chalk] (d'Orbigny, 1837, p. 12).

In total, at least one jaw fragment with teeth, three isolated teeth, part of a limb bone and other mosasaurid fragments were found by Charles d'Orbigny in the Meudon Chalk, the whereabouts of most of them being unfortunately currently unknown (see details below).

A decade after, Gervais described and figured, firstly as *Mosasaurus* (Gervais, 1847, p. 544, fig. 217), then as *Leiodon anceps* (Gervais, 1848–1852, Tome 1, p. 262 and Tome 2, p. 7, pl. 60, figs. 1–2), two jaw fragments found by d'Orbigny in the Meudon Chalk (Fig. 2.7–8). These jaw fragments most probably correspond to the specimens d'Orbigny referred as “une partie de mâchoire garnie de ses dents et quelques autres os d'un grand Saurien qui, suivant M. Laurillard, est analogue au *Mosasaurus* de la craie de Maestricht” [a part of a jaw with its teeth and some other bones of a large Saurian which, according to M. Laurillard, is similar to the *Mosasaurus* of the Maestricht chalk] (d'Orbigny, 1837, p. 5). Indeed, two evidences in Gervais's texts support this hypothesis: 1, the similitude of the d'Orbigny's and Gervais's sentences when referring to these specimens, notably the mention of Laurillard's identification. Gervais wrote: 1, “C'est également l'opinion que l'on a d'abord eue au sujet de quelques pieces (pl. 61, fig. 1–2) qui sont de la craie de Meudon. M. Laurillard les a considérées comme étant du *Mosasaure*, et c'est ainsi que je les ai moi-même indiquées dans la *Zoologie de la France*; mais, après un nouvel examen, j'ai été conduit à les rapporter au genre *Léiodon* de M. Owen” [It is also the view that we first had about some specimens (pl. 61, fig. 1–2) that are from the chalk of Meudon. Mr. Laurillard considered them as belonging to the *Mosasaure*, and this is how I myself have stated them in the *Zoologie de la France*; but after newly examine them, I was driven to report them to the genus *Léiodon* of Mr. Owen] (Gervais, 1848–1852, p. 262); 2, Gervais mentioned two specimens deposited by d'Orbigny in the MNHN collections. He wrote: “Des deux morceaux qui ont été déposés au Muséum de Paris par les soins de M. Ch. D'orbigny, l'un (pl. 60, fig. 1) porte trois dents en place, dont deux presque entières; l'autre laisse voir la coupe des racines de cinq dents en rangées, lesquelles ont été cassées au collet (j'en figure deux pl. 60, fig. 2); ces cinq dents occupaient ensemble une longueur de 0<sup>m</sup>, 13, ce qui indique une taille inférieure à celle du *Mosasaurus*; elles appartiennent à la mâchoire inférieure” [Of the two speci-

mens that were deposited at the Muséum of Paris under the care of M. Ch. d'Orbigny, one (pl. 60, fig. 1) bears three teeth in place, including two almost intact; the other specimen reveals the root cutting of five teeth in row, which have been broken at the base (I figure two pl. 60, fig. 2); these five teeth together occupied a length of 0<sup>m</sup>, 13, which indicates a size smaller than that of the *Mosasaurus*; they belong to the lower jaw] (Gervais 1848–1852, p. 262).

Unfortunately, these specimens have not been currently located in the MNHN collections, though they were available in the Geology collections in the 1980. But, at this time, casts (Fig. 2.5–6) were fortunately made (A.G., pers. obs.). These casts fit perfectly with both the description and the measurements provided by Gervais above mentioned. Here, pending the possible rediscovery in the MNHN collections of the original specimens, we figure the casts as unique testimonies of these historical remains. Note that: 1, the first fragment, only partially figured by Gervais (Fig. 2.8), is completely figured here for the first time (Fig. 2.6); 2, the second fragment was more complete at Gervais's time (Fig. 2.7) that in the 1980 when the cast was made, the middle tooth appearing as broken on it (Fig. 2.5).

Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 9) finally figured an isolated tooth as coming from the d'Orbigny collection (Fig. 2.9), which whereabouts is currently unknown. Gaudry (1892, p. 3, footnote n° 2) mentioned that this tooth (as well as the one figured by Gervais on his pl. 60, fig. 8) was very similar by their facets to those of *Prognathosaurus* (= *Prognathodon solvayi*) from the Brussels Museum. As nor Gervais neither Gaudry provided any detailed description of this tooth, it is not possible, on the basis of the Gervais's drawing only, to refer it to a precise taxon.

Later, concerning the above mentioned jaw fragments, Gaudry wrote: “Charles d'Orbigny, qui a tant contribué à faire connaître la géologie des environs de Paris, a trouvé dans la craie blanche à Belemnitella mucronata de Meudon deux mâchoires et une dent isolée provenant sans doute du *Liodon* anceps. Paul Gervais les a décrites et figurées. M. Stanislas Meunier, en me les communiquant, m'a autorisé à les dégager de la craie où elles étaient en partie cachées. Mon ami M. Marcellin Boule a eu l'obligeance de me faire des croquis de grandeur naturelle d'une des dents enfoncées dans la mâchoire (fig. 1) et d'une dent isolée (fig. 2). (...) Sur un des morceaux de

*mâchoires de Liodon anceps recueillies par Charles d'Orbigny, on voit des alvéoles de dimensions très inégales, dont l'un indique une dent aussi forte que celle de ma figure 2"* [Charles d'Orbigny, who contributed so much to make known the around Paris geology, found in the *Belemnitella mucronata* white chalk of Meudon two jaws and a single tooth probably referable to *Liodon anceps*. Paul Gervais described and figured them. M. Stanislas Meunier, when communicating them to me, allowed me to remove them from the chalk where they were still hidden. My friend M. Marcellin Boule was kind enough to make for me some natural-size sketches of a tooth embedded in the jaw (fig. 1) and of an isolated tooth (fig. 2). (...). On one of the jaw fragment collected by Charles d'Orbigny, very unequal in size alveoli are visible, one of which indicating teeth as strong as that of my figure 2] (Gaudry, 1892, p. 3–4).

At first sight Gaudry's figure 1 (Fig. 2.10) is confusing because, according to the previous text, it suggests that a tooth of the jaw fragment was removed from it, which is impossible. Fortunately Gaudry precised in his figure caption: "*Dent du Liodon anceps qui fait partie d'un morceau de mâchoire où sa racine est complètement engagée*" [tooth of the *Leiodon anceps* that is part of a jaw fragment where its root is fully engaged] (Gaudry, 1892, p. 3). With its characteristic broken apex, it probably corresponds to the original second one of the serie, as figured by Gervais (compare Figs. 2.7 and 2.10), precisely the one broken on the cast (Fig. 2.5).

Gaudry's figure 2 tooth (Fig. 2.11) was possibly the one he said it was removed from the matrix. He mentioned in the figure caption (Gaudry, 1892, p. 3): "*Dent postérieure de Liodon anceps, brisée en dessous de sa couronne, trouvée isolée en même temps que la mâchoire dont on voit une dent, fig. 1"* [Posterior tooth of *Liodon anceps*, broken below the crown, found isolated with the jaw of which a tooth is visible on fig. 1]. This last tooth could thus correspond to one of the three teeth originally found by d'Orbigny (1836, 1837). This tooth, mentioned by Gaudry in the caption of figure 2 as preserved in the Geology collection of the Muséum (Gaudry, 1892, p. 3) has not currently been located and does not fit with MNHN Gg2004/5969 preserved in the Geology collections (Fig. 2.12, see below). It may thus correspond to the unique figuration of (possibly) one of three teeth found by d'Orbigny.

The systematical identification of these –now lost– jaw fragment and two isolated teeth remains difficult. As described and figured by Gervais and Gaudry and after examination of the casts of the jaw fragments, they could belong either to *Hainosaurus* sp. or to *Prognathodon* sp. on the basis of the tooth shape and ornamentation (N.B., pers. obs.). On the most complete jaw fragment cast, the only preserved tooth crown, the middle one, part of which is broken, is about 3.5 cm high and 2 cm wide at its base. It is stout, slightly posteriorly recurved and laterally compressed, and bears two anteriorly and posteriorly located carinae. The apex is broken but it may correspond to natural wear. The enamel appears smooth (but it could be due to the cast lacks of details) though minute striae seem to be present near the apex.

Finally, two specimens of the d'Orbigny collection are currently kept in the MNHN Geology collection. They could correspond to some of the original ones found by him but we cannot confirm this as no figure was provided. They are: MNHN Gg2004/5569 (Fig. 2.12), a tooth labelled "*fragment de mâchoire de Leiodon anceps*" [jaw fragment of *Leiodon anceps*] that could correspond to one of the three teeth found by d'Orbigny, but not the one figured by Gervais (1848–1852, pl. 60, fig. 9) (Fig. 2.9) nor the one figured by Gaudry (1892, fig. 2) (Fig. 2.11), mentioned by these authors as coming from the d'Orbigny's collection. If it is the case, it may correspond to the only of the three teeth found by d'Orbigny currently preserved, the whereabouts of the ones figured by Gervais and Gaudry being unknown. This tooth has been referred to *Hainosaurus* sp. by Bardet (2012, p. 39).

MNHN Gg2004/20773, an indeterminate fragment (not figured here) also labelled "*fragment de mâchoire de Leiodon anceps*" [jaw fragment of *Leiodon anceps*] that could correspond without any certainty to what d'Orbigny referred to "*autres fragments d'os*" [others fragments of bones] (d'Orbigny, 1836, 1837). Due to the very fragmentary status of this specimen, it is even impossible to confirm it belongs to a mosasaurid.

### The Paul Gervais's specimens

Additionally to the Cuvier's and d'Orbigny's specimens, the paleontologist Paul Gervais (1848–1852) also figured three additional mosasaurid teeth from Meudon that he

referred to respectively *Mosasaurus camperi* (Gervais, 1848–1852, pl. 60, figs. 7–8) and *Leiodon anceps* (Gervais, 1848–1852, pl. 59, fig. 25). Unfortunately no detailed description was given by Gervais so the following assignments, based on Gervais's figures, are only tentative.

The first one (Gervais, 1848–1852, pl. 60, fig. 7) was mentioned as coming from the private Duval's collection and its whereabouts is currently unknown (Fig. 2.13). It is a robust tooth, preserving both crown and root. The crown, triangle in lateral view, is slightly posteriorly recurved with a convex anterior face and an almost straight posterior one bearing a visible "pinched" carina; the crown base is slightly swollen; the enamel appears smooth. On the basis of this character combination (*i.e.*, Lingham-Soliar and Nolf, 1989; Schulp *et al.*, 2004) this tooth could belong to the mosasaurine *Prognathodon*.

The second one (Gervais, 1848–1852, pl. 60, fig. 8), specified as found by Gervais himself, has also not been found in the MNHN collections (Fig. 2.14). It looks different from the previous one and could belong to the tylosaurine *Hainosaurus* on the basis of the following characters: the crown is large and robust, only slightly posteriorly recurved with an almost straight posterior surface, about half long as high, and seems ornamented by both facets and fine striations and minutely serrated carinae (*i.e.*, Lindgren and Siverson, 2002, and Lindgren, 2005 for details).

The third one (Gervais, 1848–1852, pl. 59, fig. 25) was mentioned by Gervais as kept in the School of Mines, which collections were given to the MNHN during the 20<sup>th</sup> century; like the two previous ones, it has not been found in the MNHN collections (Fig. 2.15). Gervais indicated it was laterally compressed. From his drawing, it appears that only the upper part of the crown is preserved. It is a robust cone without any curvature and bearing two clearly serrated strong carinae. The apex is blunt and a rough ornamentation seems to be present. These characters fit generally well with the mosasaurine *Prognathodon* (see Bardet *et al.*, 2005).

### **The Edmond Hébert's specimens**

The third paleontologist to describe mosasaurid specimens from Meudon was Edmond Hébert, who made a PhD Thesis on the Meudon Chalk faunas. He is mostly known from his work on the mammal *Coryphodon* found in the

Cenozoic layers of Meudon, but also from his interesting paleogeographical hypotheses concerning the Paris Basin.

In 1855, Hébert provided a paper on the Meudon Chalk faunas in which he described briefly (and very confusedly!) three mosasaurid teeth: the 'Cuvier's tooth', the 'Gervais's tooth' and another tooth, newly discovered. It has been definitively demonstrated above that the 'Cuvier's tooth' and the 'Gervais's tooth' represent a unique and same tooth, that is, the one described by Cuvier (1824, pl. 6, fig. 9).

Consequently, this leads to the following questions: which tooth actually described Hébert as the 'Gervais' tooth? And where is it currently preserved? Concerning this last question, Hébert said that it was displayed in the MNHN (Hébert, 1855, p. 346) but we have not found it. Concerning the first question, he briefly described this tooth as: "*La seconde est presque complètement lisse, comprimée d'avant en arrière, c'est à dire dans le plan de la courbure, et présentant, par conséquent, ses arêtes tranchantes sur les faces antérieure et postérieure*" [The second one is almost entirely smooth, compressed from front to back, that is in the curvature plane and showing, consequently, its cutting edges on the anterior and posterior faces] (Hébert, 1855, p. 346). "(...) *ici, les deux surfaces sont sensiblement égales comme dans le genre Leiodon; seulement la taille considérable de cette dent et sa forme conique, pointue, recourbée en arrière, la distinguent très nettement de celles des Leiodon, qui toutes sont allongées, presque droites et à pointes très obtuses; mais si elle appartient en réalité au genre Mosasaure, ce qui ne me paraît pas démontré, elle constitue sans aucun doute une espèce différente de celle de Maestricht*" [here the two surfaces are sensibly equal as in the genus *Leiodon*; but the considerable size of this tooth and its conical, pointed, posteriorly recurved shape, make it very different from those of *Leiodon*, which all are elongated, almost straight and with very obtuse apex; but if it belong actually to the genus *Mosasaure*, which does not appear to me clearly demonstrated, it is certainly different from that of the Maestricht species] (Hébert, 1855, p. 347).

As this tooth has not been found and as it was not figured it is difficult to assign it to a precise taxon. However, the description fits rather well with either *Prognathodon* or to *Hainosaurus*, but certainly not to *Mosasaurus* (N.B., pers. obs.).

Finally, interestingly Hébert described and figured a third tooth (Hébert, 1855, p. 346–347, pl. 27, fig. 1) (Fig. 2.16),



that he confusedly considered very similar to the 'Cuvier's tooth' (and so referred it as the same species, that is *Crocodylus brongniarti*) though being convinced that it belongs in fact to a reptile close to *Mosasaurus*! He described it as: "*Je n'ai point retrouvé la dent qui a été l'objet de l'examen de Cuvier; mais j'ai fait figurer (pl. XXVII, fig. 1), une dent analogue, moitié plus petite, recueillie à Meudon par M. G. Naissant. (...) la nôtre, qui est plus recourbée, a 25 millimètres de longueur sur 12 de diamètre maximum à la base, dont le contour est presque circulaire; elle montre en son centre une cavité assez étroite et peu profonde (fig. 1d). A peu de distance de la base, les bords deviennent tranchants sur les côtés externe et interne; la dent est alors comprimée transversalement, au lieu de l'être d'avant en arrière comme dans les Mosasaurus et les Liodon, et la section de la partie moyenne (fig. 1e) montre que la surface antérieure est plus convexe et plus grande que la postérieure. Toute la surface de la couronne, dont l'émail est certainement intact, porte des plis de la grosseur d'un cheveu très fin, dont les uns, un peu plus forts, vont jusqu'à la pointe, et les autres s'arrêtent à des distances inégales, comme dans le genre Polyptychodon de M. Owen*" [I have not found the tooth subject to the review of Cuvier; but I figured (pl. XXVII, fig. 1), a similar tooth, half smaller, collected at Meudon by M. G. Naissant. (...) Our tooth, which is more curved, is 25 millimeters long by 12 millimeters of maximum basal diameter, whose outline is nearly circular; it shows in the center a rather narrow and shallow cavity (fig. 1d). At a short distance from the base, the edges become sharp on the outer and inner sides; the tooth is then compressed transversely instead of being from front to back as in *Mosasaurus* and *Liodon*, and the middle part of the section (fig. 1e) shows that the front surface is more convex and greater than the posterior one. The entire surface of the crown, which enamel is certainly intact, bears striae the size of a very thin hair, some of which, the strongest, run up to the apex, the others stopping at unequal distances, as in the genus *Polyptychodon* of M. Owen] (Hébert, 1855, p. 346–347).

Both description and figuration of this tooth, that was part of the G. Naissant's private collection which whereabouts is currently unknown, fit perfectly with the genus *Plioplatecarpus* (i.e., Lingham-Soliar, 1994), taxon to which it is here tentatively assigned.

### The Albert Gaudry's specimens

The last author to have described mosasaurid material from Meudon is the paleontologist Albert Gaudry. Moreover than mentioning and figuring some teeth from the d'Orbigny collection (Gaudry 1892, figs. 1–2, see above), he described a new tooth found in the Meudon chalk by M. Gilland and given by him to the Museum (Gaudry, 1892, fig. 3).

This tooth is currently preserved in the MNHN collections of Paleontology under number MNHN 1892-11 (Fig. 2.17). It was described as such by Gaudry: "*Je rapporte encore, mais avec plus de doute, au Liodon anceps, une dent isolée que M. Gilland a trouvée à Meudon dans la craie blanche et dont M. Boule a dessiné le croquis que l'on voit fig. 3. Cette dent est haute de 0<sup>m</sup>075; la couronne finement émaillée a 0<sup>m</sup>030 de haut; à sa base son diamètre longitudinal est de 0<sup>m</sup>022 et son diamètre transversal de 0<sup>m</sup>018. Elle est ronde en avant, elle n'a qu'une seule carène placée en arrière; ses crénelures se voient à l'oeil nu. Elle est crochue, avec sa pointe qui regarde en arrière. A mon avis, tandis que la dent dont on voit le croquis fig. 1 appartient au milieu de la mâchoire et que celle de la figure 2 est une dent postérieure, la dent fig. 3, serait la plus antérieure du même Liodon anceps, qui avait ainsi trois sortes de dents différentes. Je dois dire cependant que M. Dollo, à qui j'ai montré les échantillons des figures 2 et 3 trouve que le premier ressemble aux dents maxillaires de son genre Hainosaurus et que le second pourrait être une dent ptérygoïdienne d'un énorme individu appartenant aussi à l'Hainosaurus. Je ne saurais distinguer le genre Liodon et le genre Hainosaurus, quand je ne vois pas leur inter-maxillaire, car jusqu'à présent l'allongement de cet os me semble le seul caractère qui les sépare*" [I refer also, but with more doubt, to *Liodon anceps*, an isolated tooth that M. Gillard found at Meudon in the white chalk and which M. Boule draw the sketch visible on fig. 3. This tooth is 0<sup>m</sup>075 high; the crown finely enamelled is 0<sup>m</sup>030 high; its basal longitudinal diameter is 0<sup>m</sup>022 and its transversal one is 0<sup>m</sup>018. It is rounded anteriorly, having only one carina posteriorly located; its crenulations are visible at naked eye. It is hooked, with its apex looking posteriorly. In my opinion, whereas the tooth whose sketch can be seen in fig. 1 belongs to the median part of the jaw, and that of figure 2 is a posterior tooth, the tooth of fig. 3 could be the more anterior of the same *Liodon anceps*, who thus had three different kinds of teeth. I must say however that, Mr. Dollo, to whom

I showed the samples of figures 2 and 3, find that the first resembles the maxillary teeth of his genus *Hainosaurus* and the second one could be a pterygoid tooth of a huge individual belonging also to *Hainosaurus*. I am not able to distinguish the genus *Liodon* from the genus *Hainosaurus* if I don't see their inter-maxillary, because until now the lengthening of this bone seems to me the only character that separates them] (Gaudry, 1892, p. 4) (Fig. 2.18). This text points out interestingly, not only the exchanges of ideas and opinions between these 19<sup>th</sup> century palaeontologists, but also their modesty.

As suggested by Dollo, this tooth could belong to *Hainosaurus* and be rather a pterygoid one, a view confirmed recently by Bardet (2012).

#### **Additional specimens kept in the MNHN of Paris collection**

Additional undescribed mosasaurid isolated teeth from Meudon are kept in the MNHN (but also in some regional French museums, N.B. pers. obs.), in both the collections of Palaeontology and Geology. They are: 1, MNHN 1897-15 (Fig. 2.19) is an isolated tooth still imbedded on its chalk matrix labelled "*Leiodon anceps*, dents, données par M. Gittand et Lemoine" [*Leiodon anceps*, teeth, given by M. Gittand and Lemoine]. It exhibits all the characters above mentioned for *Hainosaurus* to which it is here referred; 2, MNHN Gg2004/20774, is also an isolated tooth still imbedded on a chalk block, labelled "*Craie avec belemnite et dent de Leiodon, collection Vogèle*" [Chalk with belemnite and *Leiodon* tooth, Vogèle collection]. Only part of the crown is visible on anterior view. It is high and robust and exhibits a strong carina and basal facets and striae, all characters permitting to refer it also to *Hainosaurus*.

#### **DISCUSSION**

From all the historical mosasaurid specimens found during the 19<sup>th</sup> century and described by most famous French paleontologists of that time, only a tiny part is still preserved nowadays. In total, of the 15 specimens mentioned in this work, only the teeth described by Cuvier and Gaudry have been localized in the collections of Paleontology and Geology of the MNHN of Paris, the whereabouts of the other ones, especially the ones mentioned as kept in private 19<sup>th</sup> century collections, being unknown. On the

contrary, unpublished probably more recently found specimens are also kept in the MNHN collections.

On a systematical point of view, most of the teeth from the Late Campanian White Chalk of Meudon were previously (Bardet, 2012) or are in this work referred to the tylosaurine *Hainosaurus* sp. because of their general morphology and enamel crown ornamentation. This taxon has been shown to be present only in Europe, both in the Early Campanian of Sweden and in the Early Maastrichtian of Belgium; the others species previously attributed to *Hainosaurus* has been reassigned to *Tylosaurus* (see Lindgren and Siverson, 2002, and Lindgren, 2005 for details). Its occurrence in the Late Campanian of the Paris Basin makes thus a link between the *Hainosaurus* found earlier in Sweden and later in Belgium. On the basis of the original descriptions and/or figurations of Gervais, Gaudry and Hébert of the now lost specimens, the genera *Plioplatecarpus* and possibly *Prognathodon* were also present in this fauna.

Marine vertebrate remains are very scarcely found, always as isolated elements, in the Late Campanian White Chalk of Meudon and the bulk is represented by mosasaurid teeth. Both the historical specimens (most being lost nowadays) as well as additional specimens preserved currently in the MNHN of Paris represent thus precious and unique witnesses of a lost world so dear to Cuvier.

#### **ACKNOWLEDGMENTS**

This work is dedicated to Prof. Dr. Zulma Gasparini, who first author always considered as her "scientific mother". N.B. would like to pay a special tribute to Zulma Gasparini for being a pioneer and a figurehead woman in the field of South America Vertebrate Palaeontology, a model for generations of young paleontologists in Argentina (and elsewhere), and more especially a leader of Mesozoic marine reptile discoveries and studies. She converted the –almost unknown in the 1970–1980 decades– faunas from the Jurassic of the Neuquén Basin into the currently best known marine reptiles faunas from South America, mirroring the famous historical Jurassic ones from Europe. Also more personally, N.B. would like to emphasize the human aspects of Zulma's character, being a dynamic, opened mind and wise paleontologist, as well as a kind, warmhearted and very pleasant woman. N.B. was lucky to meet Zulma and to work with her several times and it was every time a renewed pleasure! We thanks J.-Y. Reynaud, C. Noyes, D. Brabant (Geology collections), as well as R. Allain, C. Sagne and V. Pernègre (Paleontology collections) to facilitate access to the collections of the MNHN of Paris. Special thanks to X. Pereda Suberbiola (Universidad del País Vasco, Bilbao) for improving the Spanish summary. Last but not least, we warmly thank M. Fernández (Museo de La Plata, Argentina) and Y. Herrera (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, München, Germany) for kindly invited us to contribute to this volume, for revising the manuscript and for their editorial support.

## REFERENCES

- Bardet, N. 2012. The mosasaur collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle of Paris. *Bulletin de la Société Géologique de France* 183: 35–53.
- Bardet, N., Pereda Suberbiola, X., Iarochène, M., Amalik, M., and Bouya, B. 2005. Durophagous Mosasauridae (Squamata) from the Upper Cretaceous phosphates of Morocco, with the description of a new species of *Globidens*. *Netherlands Journal of Geosciences* 84: 167–175.
- Bardet, N., Falconnet, J., Fischer, V., Houssaye, A., Jouve, S., Pereda Suberbiola, X., Perez-Garcia, A., Rage, J.-C., and Vincent, P. 2014. Mesozoic marine palaeobiogeography in response to drifting plate. *Gondwana Research* 26: 869–887.
- Bardet, N., and Buffetaut, E. 2011. [Field Guide to Meudon. In: *Dinosaurs, their kith and kin: a historical perspective*, Paris (France), May 3<sup>rd</sup> - 6<sup>th</sup>. Unpublished.].
- Cappetta, H. 1987. Mesozoic and Cenozoic Elasmobranchii, Chondrichthyes II. In: H.P. Schultze (Ed.), *Handbook of paleoichthyology*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 1–193.
- Corral, J.-C., Bardet, N., Pereda-Suberbiola, X., and Cappetta, H. 2012. First occurrence of the sawfish *Onchosaurus* from the Late Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 212–218.
- Cuvier, G. 1808. Sur le Grand Animal Fossile des Carrières de Maestricht. *Annales du Muséum National d'histoire Naturelle, Paris* 12: 145–176.
- Cuvier, G. 1824. *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*. Librairie Déterville, Paris, 2ème Edition, Tome 5, Part 2, 151 p., pl. 6.
- Cuvier, G. 1836. *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux que les révolutions du globe paroissent avoir détruites*. Librairie Déterville, Paris, 4ème Edition, Tome 2, 503 p.
- Cuvier, G., and Brongniart, A. 1811. *Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris, avec une carte géognostique, et des coupes de terrain*. Baudouin, Paris, 278 p., 2 pl., 1 map.
- d'Orbigny, C. 1836. Note sur le terrain nouvellement découvert à Meudon. *Bulletin de la Société Géologique de France* 1: 280–291.
- d'Orbigny, C. 1837. *Mémoire sur diverses couches de terrain nouvellement découvertes aux environs de Paris entre la craie et l'argile plastique*. Bourgogne & Martinet, Paris, p. 1–16.
- Gaudry, A. 1892. Les Pythonomorphes de France. *Mémoires de la Société Géologique de France (Paléontologie)* 10: 1–13.
- Gervais, P. 1847. La Zoologie de la France. In: *Patria. La France ancienne et moderne, morale et matérielle, ou collection encyclopédique et statistique de tous les faits relatifs à l'histoire physique et intellectuelle de la France et de ses colonies*, Paris. J.-J. Dubochet, Lechevalier & Cie, Paris, Tome 1, p. 544, fig. 217.
- Gervais, P. 1848–1852. *Zoologie et paléontologie françaises (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France*. Librairie Arthus Bertrand, Paris, Tome 1, p. 6–7, 261–262, pls. 59–60.
- Gray, J.E. 1831. A synopsis of the species of class Reptilia. In: E. Griffith, and E. Pidgeon (Eds.), *The animal kingdom arranged in conformity with its organisation by the Baron Cuvier with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many before noticed*. Whittaker, Treacher and Co., London, 481+110 p.
- Hébert, E. 1855. Tableau des fossiles de la craie de Meudon et description de quelques especes nouvelles. *Mémoires de la Société Géologique de France* 2: 345–374.
- Lindgren, J. 2005. The first record of *Hainosaurus* (Reptilia: Mosasauridae) from Sweden. *Journal of Paleontology* 79: 1157–1165.
- Lindgren, J., and Siverson, M. 2002. *Tylosaurus ivoensis*: a giant mosasaur from the early Campanian of Sweden. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 93: 73–93.
- Lingham-Soliar, T. 1994. The mosasaur *Plioplatecarpus* (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Europe. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 64: 177–211.
- Lingham-Soliar, T., and Nolf, D. 1989. The mosasaur *Prognathodon* (Reptilia, Mosasauridae) from the Upper Cretaceous of Belgium. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 59: 137–190.
- Mantel, G.A. 1829. A tabular arrangement of the organic remains of the county of Sussex. *Transactions of the Geological Society, London* 2: 201–216.
- Schulp, A.S., Jagt, J.W.M., and Fonken, F. 2004. New material of the mosasaur *Carinodens belgicus* from the Upper Cretaceous of The Netherlands. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 744–747.
- Schulp, A.S., Polcyn, M.J., Mateus, O., Jacobs, L.L., and Morais, M.L. 2008. A new species of *Prognathodon* (Squamata, Mosasauridae) from the Maastrichtian of Angola, and the affinities of the mosasaur genus *Liodon*. *Second Mosasaur Meeting. Proceedings of the Fort Hays Studies, Special Issue* 3: 1–12.
- Taquet, P. 2009. Les contributions respectives de Georges Cuvier et d'Alexandre Brongniart à l'élaboration de l'*Essai sur la géographie minéralogique des environs de Paris*, d'après les manuscrits retrouvés d'Alexandre Brongniart. *Travaux du Comité Français d'Histoire de la Géologie*, 3ème série, 23: 1–16.

Recibido: 20 de agosto 2015

Aceptado: 21 de octubre 2015

# EL REGISTRO DE SAUROPODOMORPHA (DINOSAURIA) DE LA ARGENTINA

ALEJANDRO OTERO<sup>1</sup> Y LEONARDO SALGADO<sup>2</sup>

<sup>1</sup>CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. [alexandros.otero@gmail.com](mailto:alexandros.otero@gmail.com)

<sup>2</sup>CONICET. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro. Av. General Roca 1242, R8332EXZ General Roca, Río Negro, Argentina. [lsalgado@unrn.edu.ar](mailto:lsalgado@unrn.edu.ar)

**Resumen.** Sauropodomorpha comprende a los dinosaurios herbívoros más abundantes y diversos, con un registro global. En la Argentina su registro es particularmente rico y abundante y sus taxones han dado luz a los hitos más importantes de la historia evolutiva de este grupo de dinosaurios saurisquios. El origen de Sauropodomorpha, la transición hacia Sauropoda, así como la diversificación de Diplodocoidea y Macronaria son, en gran medida, ejemplificados por el registro proveniente de las capas mesozoicas de la Argentina. En esta contribución se presenta el registro actualizado de los géneros válidos de Sauropodomorpha de la Argentina, incluyendo datos sobre la procedencia geográfica y estratigráfica y relaciones filogenéticas.

**Palabras clave.** Sauropodomorpha basales. Sauropoda. Diplodocoidea. Macronaria. Argentina. Registro fósil.

**Abstract.** THE RECORD OF SAUROPODOMORPHA (DINOSAURIA) OF ARGENTINA. Sauropodomorpha includes the most abundant and diverse herbivorous dinosaurs, with a worldwide record. In Argentina, its record is particularly rich and abundant, and its taxa have shed light to the most important milestones in the evolutionary history of this group of saurischian dinosaurs. The origin of Sauropodomorpha, the transition to Sauropoda and the diversification of Diplodocoidea and Macronaria are largely exemplified by the Mesozoic record from Argentina. In this contribution the updated record of the Sauropodomorpha genera of Argentina, including data on the geographic and stratigraphic record, origin and phylogenetic relationships, is presented.

**Key words.** Basal Sauropodomorpha. Sauropoda. Diplodocoidea. Macronaria. Argentina. Fossil record.

SAUROPODOMORPHA Huene, 1932 es uno de los grupos de dinosaurios más exitosos que habitaron todos los continentes, desde el Triásico Tardío (Carniense, aproximadamente 225 Ma) hasta el Cretácico Tardío (Maastrichtiense, 64 Ma) (Galton y Upchurch, 2004; Smith y Pol, 2007; Cerda *et al.*, 2012). Comprenden a un grupo basal, tradicionalmente denominado "prosaurópodos", y a los Sauropoda Marsh, 1878. Los sauropodomorfos basales fueron de pequeño a mediano tamaño, con largos cuellos y cráneos reducidos, mayormente bípedos (aunque algunas formas fueron también cuadrúpedas) que dominaron los ambientes continentales desde el Triásico Tardío hasta el Jurásico Temprano (Galton y Upchurch, 2004). "Prosauropoda" es un grupo tradicionalmente considerado como monofilético (Galton, 1990; Galton y Upchurch, 2004; Upchurch *et al.*, 2007). Sin embargo, en los últimos diez años, nuevos descubrimientos, redes-

cripciones de taxones ya conocidos y la aparición de nuevas y mejoradas matrices de datos filogenéticos, arrojaron nueva luz sobre este grupo, que pasó a considerarse como una asociación parafilética de sucesivos grupos hermanos a Sauropoda (Yates, 2007a; Apaldetti *et al.*, 2012; Otero y Pol, 2013) (Fig. 1.1). De esta manera, el término "Prosauropoda" cayó en desuso, siendo reemplazado por "Sauropodomorpha basales", los cuales básicamente incluyen a todos los dinosaurios sauropodomorfos que se encuentran por fuera del clado Sauropoda. Más allá de su naturaleza parafilética, las relaciones internas de este grupo se encuentran relativamente bien establecidas. En este sentido, las ramas más basales de este grupo se encuentran bien representadas por el registro sudamericano de *Eoraptor lunensis* Sereno, Rogers y Monetta, 1993, *Saturnalia tupiniquim* Langer, Abdala, Richter y Benton, 1999, *Chromogisaurus novasi* Ezcurra,



2010, *Panphagia protos* Martínez y Alcober, 2009, y *Pampadromaeus barberanai* Cabreira, Schultz, Bittencourt, Soares, Fortier, Silva y Langer, 2011, como los actores principales; el "núcleo" de los sauropodomorfos basales compuesto por los monofiléticos Plateosauridae y Massospondylidae (Galton y Upchurch, 2004; Apaldetti *et al.*, 2011, 2012), mientras que un creciente número de sauropodomorfos se ubican de manera sucesiva como grupos externos a Sauropoda (Pol *et al.*, 2011; Otero y Pol, 2013; Otero *et al.*, 2015).

Sauropodomorpha fue definido por Salgado *et al.* (1997a)

como "el clado que incluye al ancestro común más reciente de Prosauropoda y Sauropoda y a todos sus descendientes". Esta definición considera a ambos grupos de sauropodomorfos como monofiléticos, permitiendo una definición basada en el nodo. Teniendo en cuenta la naturaleza parafilética de las formas basales de Sauropodomorpha, es preferible una definición basada en la rama: "el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* Bonaparte y Powell, 1980 pero no a *Passer* o *Triceratops* Marsh, 1889" (Sereno, 2007).

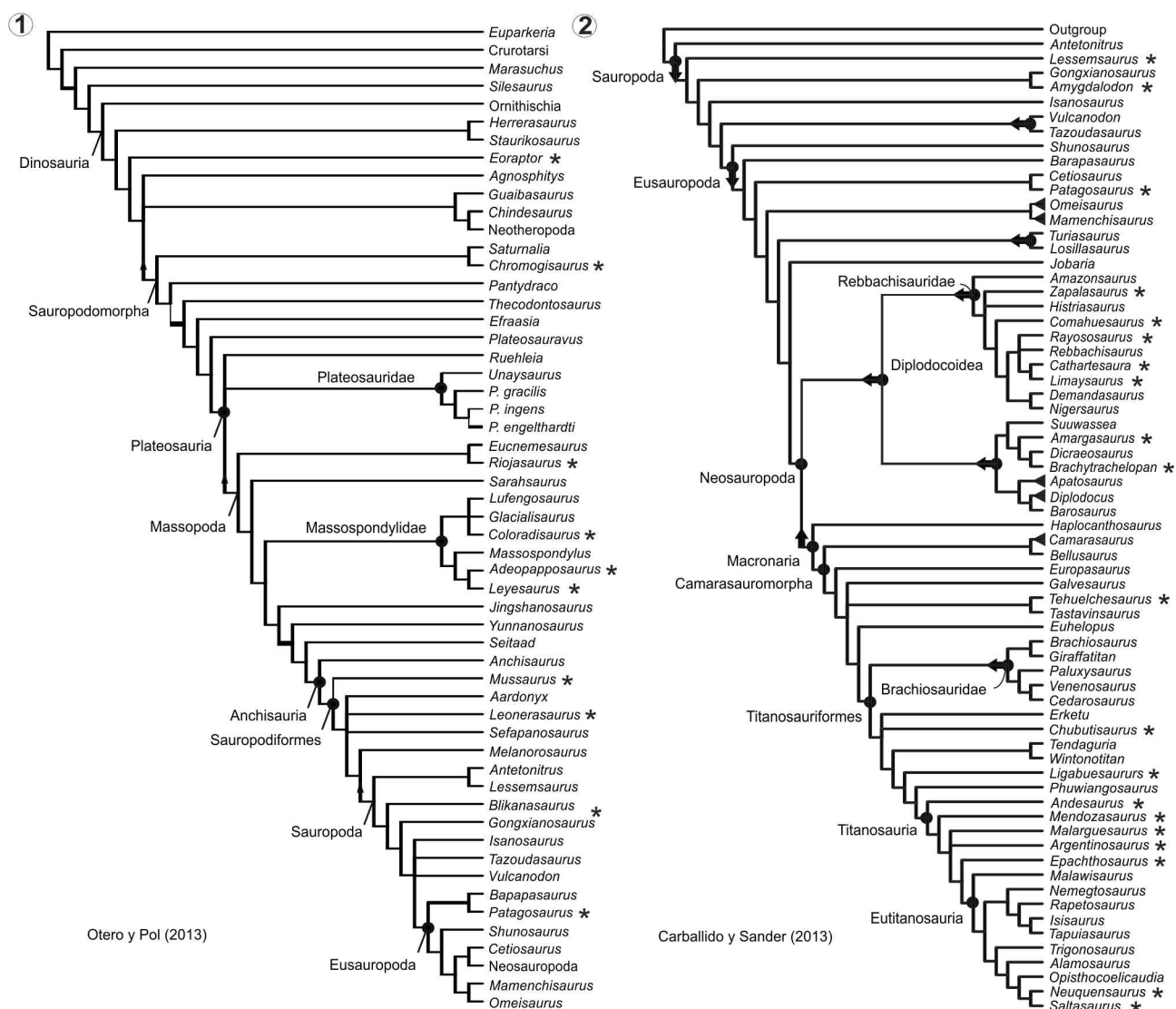


Figura 1. 1, Relaciones filogenéticas de los Sauropodomorpha basales. 2, Relaciones filogenéticas de Sauropoda. Los asteriscos denotan los sauropodomorfos con registro en Argentina.

Sauropoda es definido como el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* pero no a *Melanorosaurus* Houghton, 1924 (Yates, 2007b). Con aproximadamente 150 especies válidas y una distribución mundial, Sauropoda comprende a los dinosaurios herbívoros dominantes desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Tardío. Su plan corporal único, caracterizado por su gigantesco tamaño, locomoción graviportal, largos cuello y cola, y cráneos reducidos, hicieron de este grupo un ícono indiscutido en la cultura popular, desde los comienzos de los hallazgos (Sanz, 2007; Otero y Gasparini, 2014).

Hasta la fecha, la filogenia de jerarquías altas de los saurópodos está relativamente bien establecida, compuesta por Sauropoda basales (e.g., *Lessemsaurus* Bonaparte, 1999, del Triásico Superior de la Formación Los Colorados, provincia de La Rioja) y Eusauropoda (e.g., *Patagosaurus* Bonaparte, 1979, del Jurásico Medio de Cerro Cándor, provincia del Chubut), registradas en el Jurásico Inferior y Medio, una radiación de Neosauropoda, compuesta por Diplodocoidea (e.g., *Amargasaurus* Salgado y Bonaparte, 1991, del Cretácico Inferior de la provincia del Neuquén) y Macronaria (e.g., titanosaurios y formas afines), del Jurásico Medio al Cretácico Superior (Carballido y Sander, 2013) (Fig. 1.2).

La Argentina ha sido un importante foco de descubrimientos y estudios en sauropodomorfos desde fines del siglo XIX a la fecha (e.g., Salgado y Bonaparte, 2007). La presencia de abundantes afloramientos de rocas mesozoicas, así como también el estudio y la investigación constante llevada a cabo durante los últimos 40 años, ubican a la Argentina entre los centros más importantes a nivel mundial (Fig. 2).

En esta contribución ponemos al día el listado del registro de dinosaurios sauropodomorfos conocidos en la Argentina desde una perspectiva histórica, incluyendo los primeros descubrimientos y estudios, los actores principales, así como también las diferentes líneas de investigación que se están llevando a cabo actualmente.

**Abreviaturas institucionales.** MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; MMCH, Museo Municipal "Ernesto Bachmann", Villa El Chocón, Neuquén, Argentina; PVL, Instituto "Miguel Lillo", San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.

## RESEÑA DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE SAUROPODOMORPHA

### *Sauropodomorpha* basales (Anexo 1)

La ocurrencia de sauropodomorfos basales en la Argentina se conoce desde la década de los sesenta, a partir de los trabajos pioneros de los paleontólogos argentinos Rodolfo Casamiquela y José Bonaparte (ver más abajo). Sin embargo, el registro más antiguo del grupo se remonta al año 1993, con el hallazgo de *Eoraptor lunensis*, de la Formación Ischigualasto (Carniense/Noriense, Triásico Superior; Martínez *et al.*, 2011), de la provincia de San Juan. *Eoraptor* fue inicialmente considerado un terópodo basal y esas afinidades permanecieron por un largo período de tiempo (Novas, 1994; Sereno, 1999, 2006; Tykoski, 2005; Ezcurra, 2010); incluso fue considerado como un saurisquio basal por fuera de Theropoda y Sauropodomorpha (Langer, 2004; Brusatte *et al.*, 2010). Luego de una re-preparación del material original, re-codificación e inclusión en matrices filogenéticas con mayor muestreo de taxones y caracteres, *Eoraptor* es actualmente considerado como un miembro basal de Sauropodomorpha (Martínez *et al.*, 2011; Sereno *et al.*, 2013; Otero *et al.*, 2015 y referencias allí citadas).

La Formación Ischigualasto es la que brindó más taxones basales de este grupo, además de *Eoraptor*: *Panphagia protos* y *Chromogisaurus novasi*. *Panphagia* es conocido a partir de un esqueleto incompleto, incluyendo material craneano y es actualmente considerado el sauropodomorfo más primitivo, con un mosaico de caracteres de este grupo (e.g., supraoccipital amplio con muescas profundamente marcadas para la vena occipitalis externa y una cresta nugal baja), pero también con caracteres teropodianos (e.g., receso flocular timpánico anterior de gran tamaño) (Martínez *et al.*, 2012). *Chromogisaurus* es un taxón cercanamente emparentado a *Saturnalia*, de la Formación Santa Maria, Brasil, y se conoce a partir de un esqueleto incompleto, cuyos caracteres compartidos con el taxón brasileño permiten reconocer una subfamilia propia, Saturnaliinae (Ezcurra, 2010).

La provincia de La Rioja también ha contribuido con una rica fauna de sauropodomorfos. Bonaparte reportó la presencia de *Riojasaurus incertus* Bonaparte, 1967, del Triásico Superior de la Formación Los Colorados (Bonaparte, 1967, 1971), referido originalmente como un "prosaurópodo" melanorosaurido, aunque menos robusto que las formas sudafrí-



Figura 2. Ocurrencia de Sauropodomorpha en el territorio argentino. Las flechas no indican el lugar preciso de los hallazgos.

canas coetáneas (Bonaparte, 1971) (Fig. 3). Análisis filogenéticos recientes, sin embargo, muestran a *Riojasaurus* como un Massopoda basal (i.e., "el clado más inclusivo que contiene a *Saltasaurus* pero no a *Plateosaurus* von Mayer, 1837", Yates, 2007b), es decir, más cercano a formas como *Massos-*

*pondyus* Owen, 1854 que a *Melanorosaurus* (Upchurch *et al.*, 2007; Yates, 2007a; Otero *et al.*, 2015).

En 1978, Bonaparte presentó otro "prosaurópodo" de la Formación Los Colorados, *Coloradisaurus* ('*Coloradia*') *brevis* Bonaparte, 1978, referido en ese entonces como un Pla-

teosauridae, dadas las evidentes similitudes con *Plateosaurus* y *Lufengosaurus* Young, 1941 (Bonaparte, 1978, p. 329). Nuevas descripciones de *Coloradisaurus* muestran a este taxón como un miembro de Massospondylidae (Apaldetti *et al.*, 2012, 2014).

Los sauropodomorfos del Jurásico Inferior de la provincia de San Juan están representados por los massospondylidos *Adeopapposaurus mognai* Martínez, 2009 de la Formación Cañón del Colorado y *Leyesaurus marayensis* Apaldetti, Martínez, Alcober y Pol, 2011 de la Formación Quebrada del Barro.

La ocurrencia de sauropodomorfos basales en Patagonia tiene una historia que comienza aproximadamente hace medio siglo atrás. Entre 1961 y 1964, el Museo de La Plata y el Instituto "Miguel Lillo" (Tucumán) llevaron a cabo una serie de campañas lideradas por Rodolfo Casamiquela (Museo de La Plata) en la provincia de Santa Cruz, a capas de edad Triásico Superior (Formación Laguna Colorada), cerca de la estancia "El Tranquilo". Aquellas campañas sacaron a la luz los primeros hallazgos de sauropodomorfos basales

de la Argentina (Casamiquela, 1964). Una década después, se reporta la presencia de un nuevo sauropodomorfo basal, *Mussaurus patagonicus* Bonaparte y Vince, 1979, representado por individuos de pocos días de vida; los restos fueron hallados junto a cáscaras de huevos recuperadas pocos años antes en esa misma localidad. Un año después de este hallazgo, Casamiquela (1980) publica la presencia del género *Plateosaurus* en esa localidad, sobre la base de numeroso material postcraneano. Sin embargo, más tarde, esos materiales serían atribuidos a individuos adultos de *Mussaurus patagonicus* (Otero y Pol, 2013). En el año 2003 y más recientemente en 2012 y 2013, nuevas expediciones a la provincia de Santa Cruz lideradas por Diego Pol (Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew), resultaron en el hallazgo de nuevos y abundantes materiales de sauropodomorfos basales provenientes de la Formación Laguna Colorada. Los restos, que incluyen individuos juveniles, subadultos y adultos de *Mussaurus*, así como sus sitios de nidificación, permitieron el reconocimiento de una asociación extraordinaria (Smith *et al.*, 2014).



Figura 3. El sauropodomorfo basal *Riojasaurus incertus* de la Formación Los Colorados, provincia de La Rioja. Dibujo Gabriel Lio.



*Leonerasaurus taquetensis* Pol, Garrido y Cerda, 2011, de la Formación Las Leoneras (probablemente Toarciense, Jurásico Inferior) de la provincia de Chubut, es el segundo saurópodomorfo basal registrado en Patagonia. *Leonerasaurus* es un ejemplar incompleto del que se conoce parte de un dentario y restos postcraneos, incluido un sacro con cuatro elementos vertebrales, condición que lo acerca al origen de Sauropoda (Pol *et al.*, 2011).

### Sauropoda (Anexo 1)

La definición de Sauropoda propuesta por Yates (2007a), basada en la rama usando a *Melanorosaurus* como taxón de referencia externo, ubica a *Lessemsaurus sauropoides* del Triásico Superior de la Formación Los Colorados, como un saurópodo junto al sudafricano *Antetonitrus ingenipes* Yates y Kitching, 2003. Más allá del hecho que ambos taxones presentan numerosos estados de caracteres compartidos con Sauropoda/Eusauropoda (Yates y Kitching, 2003; Pol y Powell, 2007; McPhee *et al.*, 2014), la presencia de simpleiomorfías clave, particularmente en los miembros (*e.g.*, morfología de la ulna y elementos de la mano y el ilion primitivo) exigen precaución al considerar a estos taxa como Sauropoda.

*Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947 de la Formación Cerro Carnerero (Jurásico Medio) de la provincia del Chubut, es el saurópodo más primitivo hallado en Sudamérica, representado por materiales pertenecientes al menos a tres individuos. *Amygdalodon* fue tradicionalmente considerado como un eusaurópodo (Wilson, 2002; Rauhut, 2003; Upchurch *et al.*, 2004) sobre la base de estados de caracteres derivados en las vértebras. Sin embargo, nueva información proveniente de la anatomía dentaria ubica a *Amygdalodon* por fuera de Eusauropoda (Carballido y Pol, 2010; Carballido y Sander, 2013).

**Eusauropoda.** Este clado incluye a todos los saurópodos más cercanamente relacionados a *Saltasaurus* que a *Vulcanodon* Raath, 1972 (Wilson y Sereno, 1998).

Los eusaurópodos basales de la Argentina están representados por *Volkheimeria chubutensis* Bonaparte, 1979 y por *Patagosaurus fariasi* Bonaparte, 1979 de la Formación Cañadón Asfalto (Jurásico Medio), provincia del Chubut. La primera especie está representada por un esqueleto incompleto, mientras que la segunda incluye varios especímenes

(Bonaparte, 1986; Rauhut, 2002). Sin embargo, estudios recientes basados en micromorfología dentaria corroboran que algunos individuos tradicionalmente referidos a *Patagosaurus* pertenecen a otro taxón (Holwerda *et al.*, 2015).

**Neosauropoda.** Neosauropoda fue definido por Salgado *et al.* (1997a) como el clado que incluye al ancestro común más reciente de Diplodocoidea y Camarasauromorpha y a todos sus descendientes.

**Diplodocoidea.** Neosaurópodos más cercanamente emparentados con *Diplodocus* Marsh, 1878 que con *Saltasaurus* (Wilson y Sereno, 1998).

El registro de saurópodos diplodocoideos de la Argentina incluye a los Dicraeosauridae, Rebbachisauridae y Diplodocidae. En este sentido, el primer registro de un diplodocoideo para América del Sur corresponde a un Dicraeosauridae hallado en 1991, grupo hasta ese entonces sólo conocido para el Jurásico Superior de Tanzania (Janensch, 1914, 1929). Es así que el hallazgo de *Amargasaurus cazaui* en la Formación La Amarga (Barremiense, Cretácico Inferior), provincia del Neuquén, fue de gran importancia considerando que, en aquel entonces, el registro de saurópodos para Sudamérica estaba sesgado a los titanosaurios. *Amargasaurus* está representado por un esqueleto casi completo, incluyendo parte del basicráneo y techo craneano, y por un espécimen referido, constituido por una vértebra cervical. Este dicreosáurido, con inusuales espinas neurales bifidas y extremadamente largas, junto a otros restos reportados también en la provincia del Neuquén (Coria *et al.*, 2012, 2013a; Gallina *et al.*, 2014a), constituyen posiblemente los últimos supervivientes de la familia Dicraeosauridae; los restantes miembros no sobrevivieron más allá del Jurásico Tardío (Whitlock, 2011).

Por más de quince años, *Amargasaurus* representó el único taxón de Dicraeosauridae para Sudamérica. Sin embargo, eso cambiaría en el año 2005 con el descubrimiento de *Brachytrachelopan mesai* Rauhut, Remes, Fechner, Cladera y Puerta, 2005, de la Formación Cañadón Calcáreo, provincia del Chubut. *Brachytrachelopan* no sólo incrementó el registro de esta familia en Sudamérica sino que también extendió su rango temporal hasta el Jurásico Superior (Titoniense). La característica más peculiar de este taxón, representado por un esqueleto parcial, es su cuello extremadamente corto, a lo que debe su nombre ("Dios de los pastores de cuello corto").

Sin lugar a dudas, los diplodocoideos mejor representados en la Argentina son los Rebbachisauridae. Este grupo fue conocido en nuestro país gracias al reporte de "*Rebbachisaurus*" *tessonei* Calvo y Salgado, 1995, proveniente de la Formación Candeleros (Cenomaniense inferior, Cretácico Superior), provincia del Neuquén. Para el momento en que "*R. tessonei*" fue erigido, el único punto de comparación era *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, del Cretácico Superior de Marruecos (Lavocat, 1954), con quien compartía varias sinapomorfías. Sin embargo, con el pasar del tiempo, nuevos registros de rebaquisáuridos en diferentes partes del mundo sacaron a la luz el hecho de que muchos de los caracteres que diagnosticaban al género *Rebbachisaurus* eran propios de un grupo más inclusivo de diplodocoideos, los Rebbachisauridae. Frente a esto, Salgado *et al.* (2004) propusieron una nueva combinación para este taxón, *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1995).

Apenas un año después de la descripción de *Limaysaurus tessonei*, otro rebaquisáurido, *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1996 fue dado a conocer a partir de materiales fragmentarios provenientes de la Formación Rayoso (Aptiense, Cretácico Inferior), provincia del Neuquén. Este único espécimen se halla compuesto por una escápula incompleta y porciones de fémur y fíbula. Bonaparte (1996) advirtió en él ciertas similitudes con *Rebbachisaurus garasbae*, en cuanto a la morfología de la escápula, por lo que propuso una nueva familia de saurópodos, los Rebbachisauridae (Bonaparte, 1997), el taxón hermano de Dicraeosauridae y Diplodocidae, con una distribución temporal puramente cretácica (Carballido *et al.*, 2010; Whitlock, 2011). Actualmente se considera que *Rayososaurus* corresponde al Cretácico Superior, proveniente en realidad de los niveles inferiores de la formación cenomaniense Candeleros (Carballido *et al.*, 2010).

Desde que *Rayososaurus* fuera dado a conocer, pasaron casi diez años sin nuevos registros de rebbachisáuridos para la Argentina. *Cathartesaura anaerobica* Gallina y Apesteguía, 2005 de la Formación Huincul (Cenomaniense superior, Cretácico Superior), provincia de Río Negro, rompió con casi una década de esterilidad en el registro de este grupo. *Cathartesaura* es conocido por un esqueleto fragmentario pobremente preservado, aunque la presencia de autapomorfías en las vértebras cervicales y caudales justifica su identidad

taxonómica. Mención especial merece el espécimen MMCH-Pv-49, proveniente también de la Formación Huincul de los alrededores de Villa el Chocón (provincia del Neuquén). Está compuesto por una serie vertebral cervicodorsal exquisitamente preservada, más elementos apendiculares y ha sido catalogado como Rebbachisauridae indet. (Haluza *et al.*, 2012), aunque con algunas similitudes con su coetáneo de Río Negro.

Un año después de la nominación de *Cathartesaura*, se dan a conocer los restos de otro rebbachisáurido, colectado entre 1995 y 1996 por José Bonaparte. Se trata de *Zapalasaurus bonapartei* Salgado, Carvalho y Garrido, 2006 proveniente de la Formación La Amarga, provincia del Neuquén, que constituye el registro más antiguo de un rebbachisáurido para la Argentina, extendiéndose al Barremiense/Aptiense (Cretácico Inferior) (Fig. 4).

*Comahuesaurus windhausenii* Carballido, Salgado, Pol, Canudo y Garrido, 2012 de la Formación Lohan Cura (Aptiense/Albiense, Cretácico Inferior), también de la provincia del Neuquén junto a *Zapalasaurus* y *Amazonsaurus*, forma parte de la primera radiación de este grupo para nuestro subcontinente.

Por último, el rebbachisáurido patagónico *Katapultasaurus goicoecheai* Ibiricu, Casal, Martínez, Lamanna, Luna y Salgado, 2013 de la Formación Bajo Barreal (Cenomaniense/Turonense, Cretácico Superior), provincia del Chubut, es conocido a partir de vértebras cervicales, dorsales y caudales. Ibiricu *et al.* (2013) consideran a *Katapultasaurus* un posible miembro de los Limaysaurinae, dentro de los Rebbachisauridae.

Finalmente, el hallazgo más reciente de un diplodocoideo para la Argentina corresponde a *Leinkupal laticauda* Gallina, Apesteguía, Canale y Haluza, 2014b, de la Formación Bajada Colorada (Berriasiense/Valanginiense, Cretácico Inferior), provincia del Neuquén. Si bien el material es fragmentario y mal preservado, se identifican caracteres que permiten asignarlo a la familia Diplodocidae, constituyendo el registro más moderno para este grupo y el primero para Sudamérica (Gallina *et al.*, 2014b).

**Camarasauromorpha.** El clado Camarasauromorpha fue propuesto por Salgado *et al.* (1997a, p. 9) para incluir al ancestro común de Camarasauridae y Titanosauriformes, más todos sus descendientes. Este clado representa, junto a

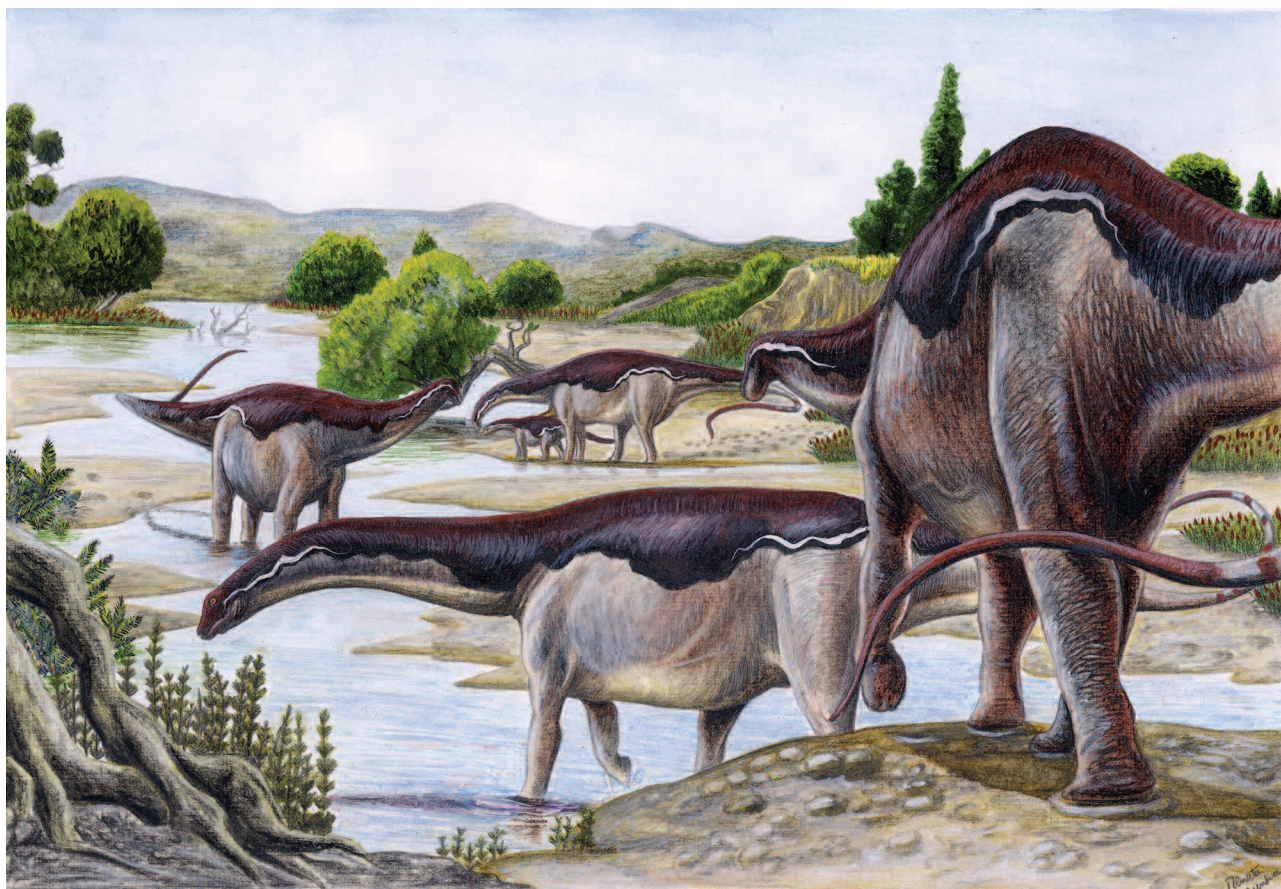


Figura 4. El diplodocoideo rebachisáurido *Zapalasaurus bonapartei* de la Formación La Amarga, provincia del Neuquén. Dibujo de Renata Cunha.

Macronaria (Wilson y Sereno, 1998), la primera radiación de los Neosauropoda no diplodocoideos, la cual está escasamente representada en Sudamérica (Salgado *et al.*, 1997a).

*Tehuelchesaurus benitezi* Vickers-Rich, Rich-Thomas, Giménez, Cúneo, Puerta y Vacca, 1999 de la Formación Cañadón Calcáreo (Kimmeridgiense/Titoniense, Jurásico Superior), provincia del Chubut, representa uno de los registros de Neosauropoda más antiguos para Sudamérica. Si bien originalmente fue relacionado con los "Cetiosauridae" (Rich *et al.*, 1999), la presencia de vértebras dorsales posteriores opistocélicas ubican a *Tehuelchesaurus* entre los Camarasauromorpha (Carballido *et al.*, 2011a).

**Titanosauriformes.** Este clado de neosauropodos fue erigido y definido por Salgado *et al.* (1997a, p. 12) como el ancestro común más reciente de *Giraffatitan brancai* (Janensch, 1914), *Chubutisaurus insignis* del Corro, 1975 y Titanosauria, más todos sus descendientes. Los titanosauriformes y todos sus clados anidados, se caracterizan mayormente por atributos

postcraneos, particularmente apendiculares, entre los que se destacan un proceso preacetabular del ilion semicircular y el fémur con el tercio proximal medialmente inclinado (Wilson y Sereno, 1998; Wilson y Carrano, 1999).

El primer titanosauriforme basal reportado en la Argentina es *Chubutisaurus insignis*, de la Formación Cerro Barcino (Cenomaniense, Cretácico Superior), provincia del Chubut. *Chubutisaurus* fue encontrado en 1961 y colectado por del Corro en 1965. Originalmente ubicado dentro de una familia propia (Chubutisauridae; del Corro, 1975), *Chubutisaurus* fue posteriormente catalogado como un Sauropoda *incertae sedis* debido a la ausencia de caracteres compartidos con otros grupos (Salgado, 1993). Un exhaustivo estudio de la anatomía de *Chubutisaurus*, así como su contextualización en un marco filogenético actualizado, ubican a este taxón dentro de las formas basales de titanosauriformes (Carballido *et al.*, 2011b) (Fig. 5).

En la Formación Lohan Cura (Aptiense, Cretácico Inferior),



provincia del Neuquén, se han registrado otros dos titanosaurifomes basales: *Agustinia ligabuei* Bonaparte, 1999 y *Ligabuesaurus leanza* Bonaparte, González Riga y Apesteguía 2006. *Agustinia ligabuei*, representado por un único espécimen, fue originalmente referido a una familia propia, Agustiniidae, con afinidades con los Rebbachisauridae, sobre la base de la morfología general de las espinas neurales y la arquitectura laminar (Bonaparte, 1999). La presencia de osteodermos, sin embargo, relaciona a este taxón con Titanosauria (Upchurch *et al.*, 2004). *Ligabuesaurus* está representado por un esqueleto incompleto y fue originalmente referido como un titanosaurio basal por Bonaparte *et al.* (2006), quienes subrayaron la presencia de miembros an-

teriores relativamente largos, sugiriendo que esta condición no era exclusiva de los Brachiosauridae. Estudios filogenéticos recientes ubican a este taxón como un miembro basal de Titanosauriformes (Carballido y Sander, 2013) o bien como un Somphospondyli basal (D'Emic, 2012).

Finalmente, *Amargatitanis macni* Apesteguía, 2007 de la Formación La Amarga (Barremiense, Cretácico Inferior) de la provincia del Neuquén, fue referido inicialmente a Titanosauria, sobre la base de restos fragmentarios de vértebras caudales, escápula, fémur y astrágalo (Apesteguía, 2007). Sin embargo, estudios recientes han puesto en duda sus afinidades con los titanosaurios, principalmente por su preservación fragmentaria y la falta de sinapomorfías del clado

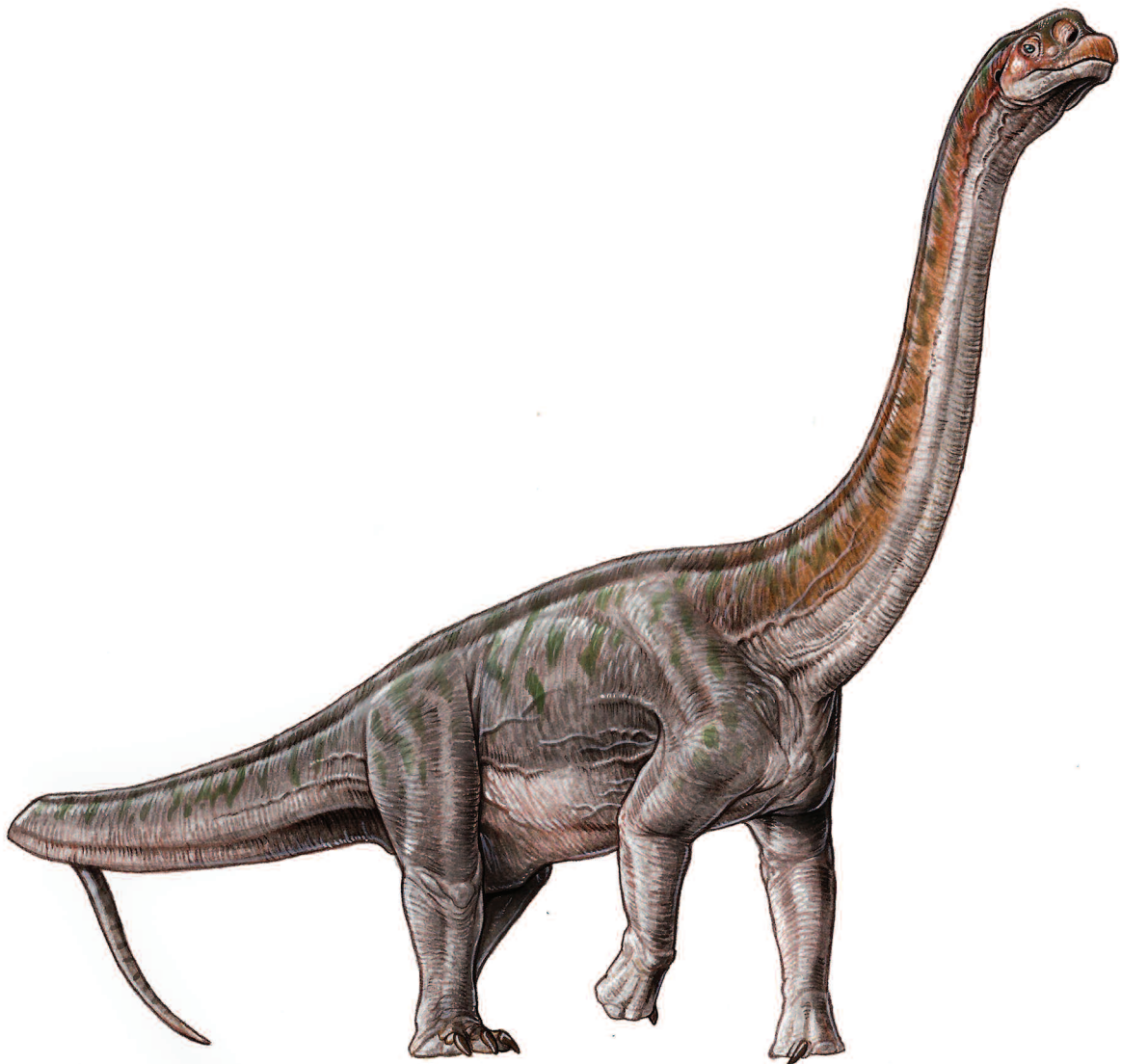


Figura 5. El titanosauriforme basal *Chubutisaurus insignis* de la Formación Cerro Barcino, provincia del Chubut. Dibujo Gabriel Lio.



Titanosauria (D'Emic, 2012; Mannion *et al.*, 2013).

**Titanosauria.** Sin lugar a dudas los titanosaurios son los saurópodos mejor representados en el registro fósil del territorio argentino, con aproximadamente 30 especies válidas. Titanosauria se define como el clado que incluye al ancestro común más reciente de *Andesaurus delgadoi* Calvo y Bonaparte, 1991 y *Saltasaurus*, más todos sus descendientes (Wilson y Upchurch, 2003).

El conocimiento de los saurópodos en la Argentina vino de la mano de los titanosaurios y del paleontólogo británico Richard Lydekker, quien viajó a nuestro país en 1893 y 1894 para realizar descripciones exhaustivas de numerosos fósiles de vertebrados colectados por expediciones previas del Museo de La Plata. En sus *Contributions to the Study of the Fossil Vertebrates of Argentina* (Contribuciones al estudio de los fósiles de vertebrados de la Argentina), Lydekker (1893) reconoció la presencia del género *Titanosaurus*, erigido por él mismo casi diez años antes sobre la base de materiales colectados en la India. Asimismo, nominó varias especies de titanosaurios (ver más adelante), erigiendo además a la familia homónima.

Entre 1921 y 1924 el Museo de La Plata llevó a cabo una serie de exploraciones en el Norte de la Patagonia, lideradas por Santiago Roth y Walter Schiller, resultando en varios titanosaurios colectados, los que fueron estudiados en La Plata por Friedrich von Huene, profesor alemán de la Universidad de Tübingen, Alemania.

No fue sino hasta la década del ochenta que los registros de este clado de macronarios se hicieron recurrentes gracias a las expediciones sistemáticas realizadas por el paleontólogo José F. Bonaparte y que luego continuarán sus discípulos. Se presenta a continuación el registro de titanosaurios bajo un orden estratigráfico.

El registro de este clado en la Argentina comienza en el Cretácico Superior bajo. *Andesaurus delgadoi* de la Formación Candeleros (Cenomaniense inferior), provincia del Neuquén, corresponde no sólo a uno de los registros más antiguos de titanosaurios, sino también a la forma más primitiva de este grupo (como ya vimos, *Andesaurus* forma parte de la definición filogenética del clado), debido principalmente a la ausencia de procelia en las vértebras caudales medias, carácter que diagnostica a *Lithostrotia* (Upchurch *et al.*, 2004). La identidad de *Andesaurus* como un titanosaurio está dada,

entre otros caracteres, por la presencia de pleurocelos en vértebras dorsales ubicados en una depresión ovoide y vértebras caudales anteriores procélicas (Mannion y Calvo, 2010).

*Argentinosaurus huinculensis* Bonaparte y Coria, 1993 de la Formación Huincul (Cenomaniense superior, Cretácico Superior), provincia del Neuquén, es problemático debido a que diferentes opiniones han sido puestas en juego en cuanto a la interpretación de su anatomía. Salgado *et al.* (1997a) indican que las articulaciones extra hipósforo-hipantro en las vértebras dorsales posteriores están ausentes, por lo que consideran a este dinosaurio relacionado a los titanosaurios más derivados. Wilson (2002) lo considera un macronario basal debido a la presencia de vértebras dorsales posteriores opistocélicas. No debe descartarse ninguna posición hasta tanto los materiales sean reinterpretados.

Las capas cenomanienses de las provincias del Chubut y Santa Cruz han contribuido prolíficamente al conocimiento de los titanosaurios al sur del río Chubut, todos ellos provenientes de las formaciones Bajo Barreal (Cenomaniense/Turonense) y Lago Colhue Huapi (Coniacense/Maastrichtense). *Argyrosaurus superbus* Lydekker, 1893, hallado en Chubut en niveles actualmente atribuibles a la Formación Lago Colhue Huapi, es uno de los primeros titanosaurios dados a conocer en la Argentina (Lydekker, 1893). En su descripción original, Lydekker (op. cit.) implícitamente nombra como holotipo un miembro anterior casi completo, hoy en día restaurado y exhibido en el Museo de La Plata. Muchos otros materiales han sido referidos a este taxón por Lydekker y autores posteriores (*e.g.*, Powell, 2003), sobre la base de similitudes superficiales y proporciones, pero sin apomorfías compartidas. Algunos de esos materiales (los especímenes PVL 4628 y MACN-CH 217, colectados por José Bonaparte en la misma unidad) constituyen un taxón diferente, *Elaltitan lilloi* Mannion y Otero, 2012, representado por un esqueleto parcial que incluye elementos vertebrales dorsales y caudales, así como huesos de los miembros.

El titanosaurio *Epachthosaurus sciuttoi* Powell, 1990 proviene de la Formación Bajo Barreal; el holotipo es una vértebra dorsal y el paratipo una réplica de un esqueleto incompleto en su matriz original y expuesto del lado lateral. Cuenta además con un espécimen referido que representa

uno de los titanosaurios más completos conocidos hasta el momento (Martínez *et al.*, 2004).

*Aeolosaurus colhuehuapensis* Casal, Martínez, Luna, Sciutto y Lamanna, 2007 fue hallado en el lago Colhue Huapi, provincia del Chubut (Formación Lago Colhue Huapi, Casal *et al.*, 2015). Se distingue de *A. rionegrinus* de la Cuenca Neuquina (ver más abajo) por la presencia de profundas fosas en las vértebras caudales anteriores, una delgada lámina que une la base de la lámina prespinal y el borde inferior de la faceta articular en la parte medial de las prezigapófisis (que define una fosa a ambos lados de la lámina prespinal) y vértebras caudales con el cono articular posterior en posición media (Casal *et al.*, 2007, p. 55).

*Drusilasaura deseadensis* Navarrete, Casal y Martínez, 2011, proviene de la Formación Bajo Barreal, en la provincia de Santa Cruz y cuenta con un esqueleto bastante incompleto, compuesto de vértebras dorsales y caudales, una vértebra sacra y una escápula. Se aguarda la inclusión de este taxón en una matriz filogenética para establecer sus relaciones de parentesco.

Un gran número de titanosaurios han sido registrados en capas turonienses/coniacienses, todos ellos provenientes de la zona norte de la Cuenca Neuquina y la mayoría reportados en la zona de influencia de Rincón de los Sauces y el sur de Mendoza. *Rinconsaurus caudamirus* Calvo y González Riga, 2003, de la provincia del Neuquén y *Mendozasaurus neguyelap* González Riga, 2003, de la provincia que le da origen a su nombre, son dos titanosaurios que provienen de capas provisionalmente referidas a la Formación o Subgrupo Río Neuquén (Cretácico Superior) (González Riga, 2003; Calvo y González Riga, 2003). Esto significa que, bajo el actual esquema estratigráfico propuesto por Garrido (2010), correspondería a la Formación Portezuelo o a la Formación Los Bastos. Tanto *Rinconsaurus* como *Mendozasaurus* están originalmente representados por una serie de vértebras caudales, que corresponden al holotipo, más un gran número de especímenes que corresponden a los paratipos. *Rinconsaurus* se caracteriza, entre otros caracteres, por la presencia de una combinación de vértebras caudales anficélicas, biconvexas y opistocélicas. El análisis filogenético original ubica a *Rinconsaurus* anidado junto a *Aeolosaurus* a través de “prezigapófisis caudales relativamente

largas” (Calvo y González Riga, 2003). Sin embargo, *Rinconsaurus* no posee tres de las sinapomorfías que diagnostican a Aeosaurini (*sensu* Franco-Rosas *et al.*, 2004): cuerpos vertebrales caudales anteriores y medios con el margen anterior inclinado hacia delante; arcos neurales dispuestos sobre el borde anterior del centro en las vértebras caudales medias; espina neural inclinada hacia adelante, al menos en las caudales medias.

Dos años después de su descripción original, fueron descubiertos nuevos restos asignables a *Mendozasaurus*, correspondientes a vértebras cervicales, lo que posibilitó expandir su diagnóstico original (González Riga, 2005). Asimismo, la presencia de elementos cervicales permitió, posteriormente incluirlo en el clado Lognkosauria, junto al gigantesco *Futalognkosaurus dukei* Calvo, Porfiri, González Riga y Kellner, 2007a de la Formación Portezuelo (Turonense/Coniaciense, Cretácico Superior), de la provincia del Neuquén. Si bien Lognkosauria es definido como el ancestro común más reciente de *Mendozasaurus neguyelap* y *Futalognkosaurus dukei* y todos sus descendientes, y su diagnóstico se basa principalmente en caracteres cervicales (Calvo *et al.*, 2007a), las probables sinapomorfías propuestas para este clado están más ampliamente distribuidas, como lo demuestran recientes análisis filogenéticos (Gallina y Apes-teguía, 2011; Salgado *et al.*, 2014; Gallina y Otero, 2015).

La rica Formación Portezuelo proporcionó otros dos taxones, también provenientes del norte de la Cuenca Neuquina: *Malarguesaurus florenciae* González Riga, Previtera, y Pirrone, 2009 de la provincia de Mendoza y *Muyelensaurus pecheni* Calvo, González Riga y Pirrone, 2007 de la provincia del Neuquén. *Malarguesaurus* está representado por un individuo compuesto por una serie vertebral caudal incompleta y restos apendiculares muy fragmentarios. El análisis filogenético original ubica a este taxón como un Somphospondyli basal (González Riga *et al.*, 2009), junto a *Phuwiangosaurus* Martin, Buffetaut, Suteethorn, 1994, resultado compartido por Mannion *et al.* (2013), mientras que Carballido y Sander (2013) lo sitúan como un Titanosauria basal. En ambos análisis *Malarguesaurus* fue podado del consenso debido a su registro fragmentario. A pesar de ello, es probable que este taxón se encuentre filogenéticamente por fuera de Titanosauria debido a la ausencia de procelia

marcada tanto en las vértebras caudales anteriores como medias.

*Muyelensaurus pecheni*, hallado en las cercanías de la localidad neuquina de Rincón de Los Sauces, está representado por al menos cinco individuos, en una asociación monoespecífica que incluye material craneano y un postcráneo muy completo (Calvo *et al.*, 2007b).

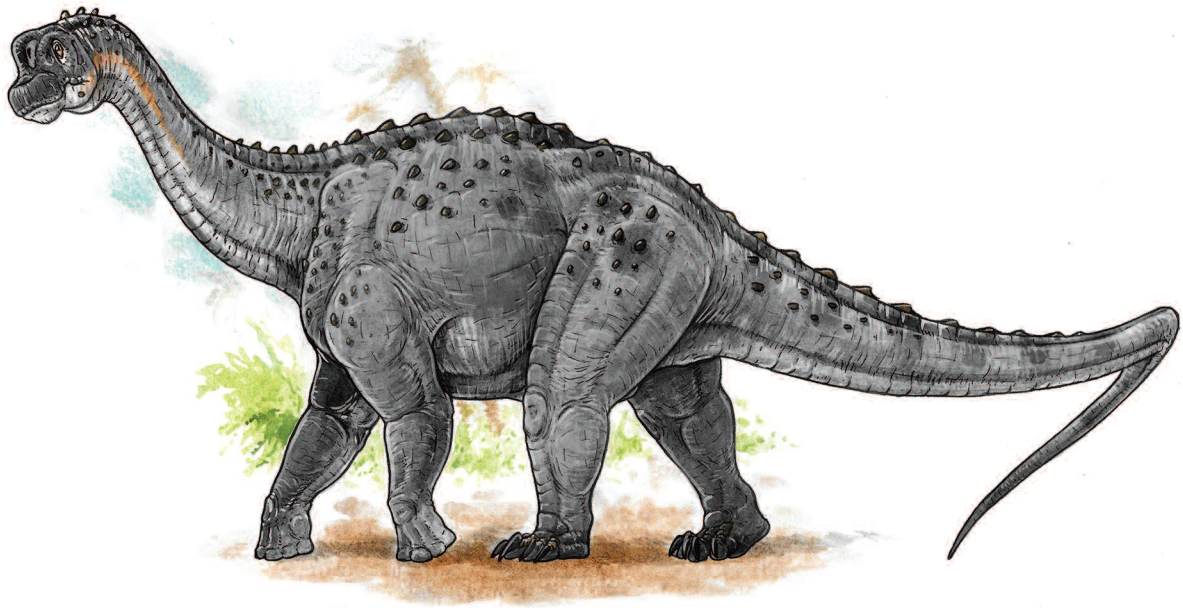
De sedimentos santonienses (Cretácico Superior) proviene *Petrobrasaurus puestohernandezii* Filippi, Canudo, Salgado, Garrido, García, Cerda y Otero, 2011 de la Formación Plottier, provincia del Neuquén, compuesto por un individuo cuya preservación incluye un fragmento de vértebra cervical, vértebras dorsales y caudales y elementos apendiculares. Filippi *et al.* (2011a) indican que *Petrobrasaurus* se ubica filogenéticamente en una politomía en la base de Titanosauria (aunque no incluyen un cladograma con la posición de este taxón), con lo cual lo consideran un Titanosauria *incertae sedis*. Considerando la presencia de vértebras caudales anteriores y medias opistocélicas, muy probablemente se incluya en Lithostrotia.

*Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, 2004 es otro taxón santoniense (Formación Bajo de La Carpa) de la provincia de Río Negro, representado por un único espécimen, muy completo y exquisitamente preservado. *Bonitasaura* es, sin dudas, uno de los titanosaurios mejor conocidos, del que se han realizado exhaustivas descripciones, incluyendo un análisis paleohistológico y tafonómico (Apesteguía, 2004; Pérez *et al.*, 2009; Gallina, 2011, 2012; Gallina y Apesteguía, 2011, 2015). Una de las características más notables de este taxón es la presencia del margen posterior del dentario edéntulo y afilado, con evidencias de alta vascularización, lo que permitió a Apesteguía (2004) inferir la presencia de un "pico", o una estructura similar. La presencia de centros vertebrales no fusionados al arco neural, sumado al abundante tejido fibrolamelar y a la ausencia de un Sistema Fundamental Externo, sugieren que el animal representado por el material holotipo de *Bonitasaura salgadoi* continuaba su crecimiento al momento de morir (Apesteguía, 2004; Gallina, 2011, 2012). Originalmente, este taxón fue relacionado a *Nemegtosaurus* Nowinski, 1971, *Quaesitosaurus* Kurzanov y Bannikov, 1983 y *Rapetosaurus* Curry Rogers y Forster, 2001, sobre la base de atributos craneanos compartidos, aunque sin la inclusión de un análisis filogenético (Apeste-

guía, 2004). Análisis filogenéticos recientes han demostrado la relación de *Bonitasaura* con formas sudamericanas como el clado Lognkosauria, *Muyelensaurus* y *Rinconosaurus* (Gallina y Apesteguía, 2011; Salgado *et al.*, 2014; Gallina y Otero, 2015).

La Formación Anacleto (Campaniense, Cretácico Superior), aflorante en las provincias de Río Negro y Neuquén es una de las unidades con el registro más rico de titanosaurios. *Neuquensaurus australis* (Lydekker, 1893) y *Laplatasaurus araukanicus* Huene, 1929 corresponden a los primeros dinosaurios reportados para esta unidad. *Neuquensaurus* (= *Titanosaurus*) *australis* fue nominado originalmente por Lydekker (1893) sobre la base de seis vértebras caudales, las cuales corresponden al holotipo, y posteriormente ampliado incluyendo el sacro (D'Emic y Wilson, 2011). Más tarde, Huene (1929) reconoce la existencia de dos "morfortipos" entre todos los materiales originalmente referidos a este taxón: uno más grácil, al que denominó *Titanosaurus australis*, y otro más robusto al que llamó *Titanosaurus robustus*, aunque sin proporcionar una diagnosis, lo cual lo condenó posteriormente al status de *nomen dubium* (Powell, 2003; Wilson y Upchurch, 2003). Salgado *et al.* (2005) describen nuevos materiales correspondientes a dos especímenes asignables a *Neuquensaurus australis*, provenientes de la localidad de Cinco Saltos, Río Negro, ampliando la diagnosis para esta especie. Posteriormente, un análisis osteológico del esqueleto apendicular del género arrojó luz sobre la identidad de *Neuquensaurus robustus*, presente tanto en los materiales de Lydekker (1893), Huene (1929) y Salgado *et al.* (2005), quedando pendiente la revisión del esqueleto axial para corroborar definitivamente la identidad taxonómica de *N. robustus* (Otero, 2010) (Fig. 6).

Los materiales originalmente referidos a *Laplatasaurus araukanicus* Huene, 1929 provienen de cinco localidades diferentes del Norte de Patagonia e incluyen restos postcraneanos de múltiples especímenes y diferentes condiciones de preservación. Esto, sumado a la ausencia de mapas de los sitios de hallazgos y de una diagnosis formal, hizo de *Laplatasaurus* un taxón problemático. Bonaparte y Gasparini (1979) hicieron el primer esfuerzo por aclarar el panorama en cuanto a la identidad taxonómica de este taxón, revisando los materiales y designando un lectotipo (una tibia y una fíbula). Pese a esto, la validez de los restantes materia-



**Figura 6.** El titanosaurio saltasaurino *Neuquensaurus australis* de la Formación Anacleto, provincia del Neuquén. Dibujo Gabriel Lio.

les asignados al género permaneció sin resolver durante aproximadamente 25 años. Recientemente, Gallina y Otero (2015) revisaron todos los materiales referidos a *Laplatasaurus*, discutieron su validez y redescubrieron el lectotipo, incluyéndolo en una matriz filogenética por vez primera. El nombre de la especie fue retenido sólo para el lectotipo, en congruencia con Wilson y Upchurch (2003), mientras que el resto de los materiales referidos, sea por ausencia de elementos solapados o carencia de caracteres compartidos, fue designado como *Lithostrotia* indet., excepto los materiales de Rancho de Ávila, los cuales han sido referidos a cf. *Bonitasaura* por Gallina y Otero (2015).

*Pellegrinisaurus powelli* Salgado, 1996 proveniente de las cercanías de Cinco Saltos y Lago Pellegrini, provincia de Río Negro se compone de vértebras dorsales, una secuencia de 26 vértebras caudales y una porción proximal de fémur.

Reportado en Sierra Barrosa, *Barrosasaurus casamiquelai* Salgado y Coria, 2009 se compone de tres vértebras dorsales y se diferencia de otros titanosaurios coetáneos (e.g., *Neuquensaurus*, *Laplatasaurus*, *Pellegrinisaurus*) por características únicas en las láminas del arco neural (Salgado y Coria, 2009).

La localidad neuquina de Rincón de los Sauces ha contribuido con un número significativo de titanosaurios camparienses, a través del Museo Municipal "Argentino Urquiza". *Pitekunsaurus macayai* Filippi y Garrido, 2008 es un interesante titanosaurio, cuyo material cuenta con un basicráneo y restos de postcráneo. Si bien los autores proponen cierta afinidad con *Rinconosaurus* sobre la base de la morfología vertebral caudal, su inclusión en una matriz filogenética por Coria *et al.* (2013b) lo relaciona con Aeolosaurini. *Narambuentitan palomoi* Filippi, García y Garrido, 2011 es otro titanosaurio de los alrededores de Rincón de los Sauces que incluye material craneano, además de elementos vertebrales y apendiculares. *Narambuentitan* se ubica filogenéticamente como un *Lithostrotia* no eutitanosaurio, muy relacionado a *Epachthosaurus*, compartiendo con este último la presencia de vértebras caudales medias con una espina neural laminar y anteroposteriormente elongada (Filippi *et al.*, 2011b).

Finalmente, *Overosaurus paradasorum* Coria, Filippi, Chiappe, García, y Arcucci, 2013b es un titanosaurio de tamaño reducido, representado por una serie vertebral axial casi completa y muy bien preservada, a la que le falta sólo



la parte más anterior del cuello y la más posterior de la cola. Desafortunadamente, del esqueleto apendicular sólo se han preservado los iliones. El análisis filogenético presentado por Coria *et al.* (2013b) muestra a *Overosaurus* como un Aeolosaurini. *Overosaurus* representa una oportunidad única para el estudio de cambios seriales axiales en titanosaurios.

*Dreadnoughtus schrani* Lacovara, Lamanna, Ibiricu, Poole, Schroeter, Ullmann, Voegelé, Boles, Carter, Fowler, Egerton, Moyer, Coughenour, Schein, Harris, Martínez y Novas, 2014 proveniente de la Formación Cerro Fortaleza, es un titanosaurio no Lithostrotia de gran porte que incluye un 65% del esqueleto, lo que lo convierte en uno de los titanosaurios de talla gigantesca mejor representados. Otro titanosaurio de gran tamaño fue hallado en la provincia de Santa Cruz, *Puertasaurus reuilli* Novas, Salgado, Calvo, Agnolín, 2005 de la Formación Pari Aike (Maastrichtiense, Cretácico Superior). Al igual que *Argentinosaurus*, *Puertasaurus* posee vértebras dorsales extremadamente grandes y robustas, aunque sin material apendicular, por lo que estimaciones de masa corporal son difíciles de abordar sin un alto componente especulativo. Respecto de la proveniencia de *Dreadnoughtus* y *Puertasaurus*, es necesario destacar que estudios recientes sugieren que la zona de hallazgo de estos taxones corresponde a la Formación Mata Amarilla, cuya reciente datación radiométrica ha arrojado una edad cenomaniense para esta formación (Varela *et al.*, 2012a,b), poniendo en duda la hipótesis de la presencia de gigantismo extremo hacia finales del Cretácico. Finalmente, los registros de titanosaurios en sedimentos campanienses/maastrichtienses están representados en las provincias de Río Negro y Salta.

*Aeolosaurus rionegrinus* Powell, 1990, procedente originalmente de la Formación Angostura Colorada (Campaniense–Maastrichtiense), provincia de Río Negro, está compuesto por vértebras caudales y parte del esqueleto apendicular. Salgado *et al.* (1997b) reportan la presencia de este género en la Formación Los Alamitos (Campaniense–Maastrichtiense), en la misma provincia, sobre la base de elementos caudales y apendiculares. *Aeolosaurus* le da nombre a la subfamilia Aeolosaurini (Franco-Rosas *et al.*, 2004), cuya diagnosis está basada en caracteres caudales.

*Antarctosaurus wichmannianus* Huene, 1929, de la Formación Allen (Maastrichtiense), proveniente de la provincia de Río Negro fue uno de los primeros saurópodos de la Ar-

gentina en ser nominados. Su holotipo consta de un cráneo incompleto y un postcráneo incompleto, mayormente constituido por elementos apendiculares. Al día de hoy se espera una revisión de esta especie que incluya una descripción actualizada del material craneano.

*Rocasaurus muniozi* Salgado y Azpilicueta, 2000 es un Saltasaurini proveniente de la Formación Allen, cerca de la localidad rionegrina de General Roca. Su holotipo está compuesto por un individuo juvenil y hay varios ejemplares referidos.

También de la provincia de Río Negro y de la Formación Allen, *Bonatitan reigi* Martinelli y Forasiepi, 2004 es un titanosaurio que consta de un basicráneo, más una serie de materiales postcraneos originalmente incluidos en el holotipo, más un ejemplar referido (Martinelli y Forasiepi, 2004). Estos autores consideraron a este taxón como un miembro del clado Saltosaurinae (*sensu* Powell, 1992), aunque sin incluirlo en una matriz filogenética. Recientemente, Salgado *et al.* (2014) redescubrieron los materiales de este género, incluyendo elementos óseos inéditos y concluyeron sobre la existencia de cinco ejemplares. El análisis filogenético presentado por Salgado *et al.* (2014) muestra a *Bonatitan* como un miembro basal de un clado más inclusivo que abarca a Aeolosaurini y Saltosauridae.

*Panamericansaurus schroederi* Calvo y Porfiri, 2010, proveniente de la Formación Allen en la provincia del Neuquén, es un Aeolosaurini diagnosticado por atributos presentes en las vértebras caudales y en el húmero.

En 1980 se reporta la presencia de un titanosaurio en la provincia de Salta, *Saltasaurus loricatus*, proveniente de la Formación Lecho (Maastrichtiense). Este titanosaurio, miembro del clado Saltosaurini (*sensu* Salgado y Bonaparte, 2007), está representado por varios individuos, incluyendo material craneano y una inusual coraza de osteodermos, lo que le valió el nombre específico. Powell (1986, 2003) ofrece una descripción de estos materiales, incluyéndolos en una matriz filogenética y relacionándolos con *Neuquensaurus australis*. Cerda y Powell (2010), por su parte, aportaron al conocimiento detallado de la microestructura de las placas dérmicas de *Saltasaurus*, reconociendo un origen casi exclusivamente por mineralización directa. Recientemente, Zurrriaguz y Powell (2015) dieron nueva luz al conocimiento de la anatomía vertebral presacra de este titanosaurio, incluyendo una exhaustiva y actualizada descripción tanto de

las láminas como de las fosas vertebrales, demostrando que estas últimas estructuras poseen un valor sistemático mucho mayor de lo que se pensaba previamente.

## PERSPECTIVA GENERAL

El registro argentino de sauropodomorfos es, en líneas generales, variado, completo y virtualmente continuo, abarcando formas antiguas y primitivas desde el Triásico Superior, a formas modernas y derivadas, en el Cretácico Superior. Sin lugar a dudas este último período es el que ha aportado la mayor cantidad de taxones, correspondientes todos ellos a saurópodos titanosaurios. Sin embargo, esta situación ha comenzado a nivelarse en los últimos años.

El registro de sauropodomorfos en el intervalo Triásico Superior–Jurásico Inferior es un claro ejemplo de ello. En los últimos diez años las formas basales han pasado a tener un papel protagónico en la Argentina debido, por un lado, a los descubrimientos tanto de formas triásicas, como *Panphagia* (Martínez y Alcober, 2009; Martínez *et al.*, 2012) y *Chromogisaurus* (Ezcurra, 2010; Martínez *et al.*, 2012), así como de formas jurásicas, como *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009), *Leyesaurus* (Apaldetti *et al.*, 2011) y *Leoneriasaurus* (Pol *et al.*, 2011). Asimismo, nuevos aportes al conocimiento de taxones ya conocidos han arrojado luz sobre aspectos anatómicos previamente no considerados, así como nuevas interpretaciones sobre sus relaciones filogenéticas, como es el caso de *Lessemsaurus* (Pol y Powell, 2007), *Eoraptor* (Sereni *et al.*, 2012) y *Coloradisaurus* (Apaldetti *et al.*, 2012, 2014). Por su parte, *Mussaurus patagonicus* fue conocido durante más de veinte años a partir de restos de pichones reportados por Bonaparte y Vince (1979). Esos ejemplares (con claros atributos plesiomórficos) fueron incluidos en análisis filogenéticos recuperando una posición basal dentro de Sauropodomorpha (Upchurch *et al.*, 2007). Esta situación se revirtió al conocerse que los materiales previamente asignados por Casamiquela (1980) a *Plateosaurus*, en realidad correspondían a ejemplares adultos de *Mussaurus* (Otero y Pol, 2013) y que las relaciones de parentesco de este último lo acercan a Sauropoda.

El registro de saurópodos correspondiente a la transición Jurásico Superior/Cretácico Inferior ha sido tradicionalmente un espacio semivacío que ha comenzado a llenarse con los registros de *Tehuelchesaurus* Vickers-Rich, Rich-

Thomas, Giménez, Cúneo, Puerta y Vacca, 1999 y *Brachytrachelopan*, del Jurásico Superior y un creciente número de formas del Cretácico Inferior, como *Comahuesaurus*, *Zapalasaurus* y *Leinkupal* (Diplodocoidea) y *Ligabuesaurus*, *Agustinia* y *Amargatitanis* (Titanosauriformes), que dan cuenta de una insospechada diversidad de clados de saurópodos para ese momento del Mesozoico.

Más allá de todos estos taxones que se han dado a conocer en los últimos años, intensivos trabajos de campo están siendo realizados actualmente por distintos museos y centros de investigación, a lo largo y ancho de nuestro país, a partir de los cuales se está colectando una prometedora masa crítica de materiales. Es de esperar que, una vez finalizada la preparación de esos nuevos ejemplares, pueda tenerse un panorama más acabado de la variada fauna de sauropodomorfos del Mesozoico de la Argentina.

## AGRADECIMIENTOS

A G. Casal (UNPSJB) por el aporte de bibliografía y datos inéditos sobre la procedencia de materiales del sur de Chubut. Un agradecimiento especial a G. Lio y a las siguientes personas e instituciones, que permitieron gentilmente la reproducción de las siguientes figuras: F. Novas (Figura 3), Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Figura 5), Museo "Ernesto Bachmann" (Figura 6). P. Gallina y R. Martínez aportaron valiosos comentarios que han enriquecido este trabajo. A Zulma Gasparini, por todo el apoyo brindado y sobre todo por su amistad.

## REFERENCIAS

- Apaldetti, C., Pol, D. y Yates, A. 2012. The postcranial anatomy of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina and its phylogenetic implications. *Palaentology* 56: 277–301.
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Alcober, O.A. y Pol, D. 2011. A new basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from Quebrada del Barro Formation (Marayes-El Carrizal Basin), Northwestern Argentina. *PLoS ONE* 6: e26964. Doi:10.1371/journal.pone.0026964.
- Apaldetti, C., Martínez, R.N., Pol, D. y Souter, T. 2014. Redescription of the skull of *Coloradisaurus brevis* (Dinosauria, Sauropodomorpha) from the Late Triassic Los Colorados Formation of the Ischigualasto-Villa Unión Basin, northwestern Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 1113–1132.
- Apesteguía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493–497.
- Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research* 12: 533–546.
- Bonaparte, J.F. 1967. Dos nuevas "faunas" de reptiles triásicos de Argentina. *I International Symposium of Gondwana* (Mar del Plata), *Actas* 1: 286–306.
- Bonaparte, J.F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. *Opera Lilloana* 23: 1–183.

- Bonaparte, J.F. 1978. *Coloradia brevis* n. g. et n. sp. (Saurischia Prosauropoda), dinosaurio Plateosauridae de la Formación Los Colorados, Triásico superior de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 15: 327–332.
- Bonaparte, J.F. 1986. Les Dinosauriens (Carnosauriens, Allosauriens, Sauropodes, Cetiosauriens) du Jurassique Moyen de Cerro Condor (Chubut, Argentina). *Annales de Paleontologie* 72: 325–386.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology, Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, München (A)* 30: 73–130.
- Bonaparte, J.F. 1997. *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1995. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 34: 116R.
- Bonaparte, J.F. 1999. An armoured sauropod from the Aptian of Northern Patagonia, Argentina. En: Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich (Eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. National Science Museum Monographs, Tokyo, p. 1–12.
- Bonaparte, J.F. y Gasparini, Z.B. 1979. Los saurópodos de los grupos Neuquén y Chubut, y sus relaciones cronológicas. 5° *Congreso Geológico Argentino* (Neuquén), *Actas* 2: 39–406.
- Bonaparte, J.F. y Vince, M. 1979. El hallazgo del primer nido de dinosaurios triásicos (Saurischia, Prosauropoda), Triásico superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 76: 173–782.
- Bonaparte, J.F., González Riga, B.J. y Apesteguía, S. 2006. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 27: 364–376.
- Brusatte, S.L., Nesbitt, S.J., Irmis, R.B., Butler, R.J., Benton, M.J. y Norell, M.A. 2010. The origin and early radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* 101: 68–100.
- Calvo, J.O. y González Riga, B.J. 2003. *Rinconosaurus caudamirus* gen. et sp. nov., a new titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 30: 333–353.
- Calvo, J.O., Porfiri, J.D., González-Riga, B.J. y Kellner, A.W. 2007a. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais Academia Brasileira Ciencia* 79: 529–41.
- Calvo, J.O., González Riga, B.J. y Porfiri, J.D. 2007b. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65: 485–504.
- Carballido, J.L. y Pol, D. 2010. The dentition of *Amygdalodon patagonicus* (Dinosauria: Sauropoda) and the dental evolution in basal sauropods. *Comptes Rendus Palevol* 9: 83–93.
- Carballido, J.L. y Sander, P.M. 2013. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 335–387.
- Carballido, J.L., Garrido, A., Canudo, J.I. y Salgado, L. 2010. Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios* 43: 493–502.
- Carballido, J.L., Rauhut, O.W.M., Pol, D. y Salgado, L. 2011a. Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 605–662.
- Carballido, J.L., Pol, D., Cerda, I. y Salgado, L. 2011b. The osteology of *Chubutisaurus insignis* Del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the “middle” Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 93–110.
- Casal, G.A., Allard, J.O. y Foix, N. 2015. Análisis estratigráfico y paleontológico del Cretácico superior en la Cuenca del Golfo San Jorge: nueva unidad litoestratigráfica para el Grupo Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72: 81–99.
- Casal, G., Martínez, R., Luna, M., Sciutto, J.C. y Lamanna, M. 2007. *Aeolosaurus colhuehuapensis* sp. nov. (Sauropoda, Titanosauria) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico superior de Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 10: 53–62.
- Casamiquela, R.M. 1964. Sobre el hallazgo de dinosaurios triásicos en la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Austral* 35: 10–11.
- Casamiquela, R.M. 1980. La presencia del género *Plateosaurus* (Prosauropoda) en el Triásico superior de la Formación El Tranquilo, Patagonia. 2° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1° Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires), *Actas* 1: 143–156.
- Cerda, I.A. y Powell, J.E. 2010. Dermal armor histology of *Saltausaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 389–398.
- Cerda, I.A., Carabajal, A.P., Salgado, L., Coria, R.A., Reguero, M.A., Tambussi, C.P. y Molly, J.J. 2012. The first record of a sauropod dinosaur from Antarctica. *Naturwissenschaften* 99: 83–87.
- Coria, R.A., Ortega, F., Succar, C., Currie, P. y Koppelhus, E. 2012. First record of a dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Valanginian) of Neuquén Basin. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 49: R44.
- Coria, R.A., Ortega, F., Currie, P. y Cárdenas, M. 2013a. An Early Cretaceous dinosaur assemblage from the Neuquén Basin, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 50: R13.
- Coria, R.A., Filippi, L.S., Chiappe, L.M., García, R. y Arcucci, A.B. 2013b. *Overosaurus paradasorum* gen. et sp. nov., a new sauropod dinosaur (Titanosauria: Lithostrotia) from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 3683: 357–376.
- Del Corro, G. 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico superior *Chubutisaurus insignis* gen. et sp. nov. (Saurischia, Chubutisauridae, nov.) del Cretácico superior (Chubutiano), Chubut, Argentina. 1° *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas*: 229–240.
- D’Emic, M.D. 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 166: 624–671.
- D’Emic, M.D. y Wilson, J.A., 2011. New remains attributable to the holotype of the sauropod dinosaur *Neuquensaurus australis*, with implications for saltasaurine systematics. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 61–73.
- Ezcurra, M.D. 2010. A new early dinosaur (Saurischia: Sauropodomorpha) from the Late Triassic of Argentina: a reassessment of dinosaur origin and phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 371–425.
- Filippi, L.S., Canudo, J.I., Salgado, L., Garrido, A.C., García, R.A., Cerda, I.A. y Otero, A. 2011a. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia (Argentina). *Geologica Acta* 9: 1–12.
- Filippi, L.S., García, R.A. y Garrido, A.C. 2011b. A new titanosaur sauropod dinosaur from the Upper Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 505–520.
- Franco-Rosas, A.C., Salgado, L., Rosas, C.F. y Carvalho, I.S. 2004. Nuevos materiales de titanosaurios (Sauropoda) en el Cretácico superior de Mato Grosso, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontología* 7: 329–336.
- Gallina, P.A. 2011. Notes on the axial skeleton of the titanosaur *Bo-*

- nitassura salgadoi* (Dinosauria-Sauropoda). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 235–245.
- Gallina, P.A. 2012. Histología ósea del titanosaurio *Bonitasaura salgadoi* (Dinosauria: Sauropoda) del Cretácico superior de Patagonia. *Ameghiniana* 49: 289–302.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 45–60.
- Gallina, P.A. y Apesteguía, S. 2015. Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* Doi: 10.1080/02724634.2014.924957.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., Haluza, A., Canale, J.I. y Otero, A. 2014a. The sauropod fauna of the Bajada Colorada Formation (Berriasian-Valanginian), Neuquén province, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 51: 11R.
- Gallina, P.A., Apesteguía, S., Haluza, A. y Canale, J.I. 2014b. A Diplodocid Sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS ONE* 9: e97128. Doi: 10.1371/journal.pone.0097128
- Gallina, P.A. y Otero, A. 2015. Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: Titanosauria), from the Late Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*. Doi:10.5710/AMGH.08.06.2015.2911
- Galton, P.M. 1990. Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. En: D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 320–344.
- Galton, P.M. y Upchurch, P. 2004. Prosauropoda. En: D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* 2nd edition. University of California Press, Berkeley, p. 232–258.
- Garrido, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 12: 121–177.
- González Riga, B.J. 2003. A new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza Province, Argentina. *Ameghiniana* 40: 155–172.
- González Riga, B.J. 2005. Nuevos restos fósiles de *Mendozasaurus neguyelap* (Sauropoda, Titanosauria) del Cretácico tardío de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 42: 535–548.
- González Riga, B.J., Previtera, E. y Pirrone, C.A. 2009. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. *Cretaceous Research* 30: 135–148.
- Haluza, A., Canale, J., Otero, A., Pérez, L. y Scanferla, C. 2012. Changes in vertebral laminae across the cervicodorsal transition of a well-preserved rebbachisaurid (Dinosauria: Sauropoda) from the Cenomanian of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 219–224.
- Holwerda, F.M., Pol, D. y Rauhut, O.W.M. 2015. Using dental enamel wrinkling to define Sauropod tooth morphotypes from the Cañadón Asfalto Formation, Patagonia, Argentina. *PLoS ONE* 10: e0118100. Doi:10.1371/journal.pone.0118100.
- Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo Argentino. *Anales del Museo de la Plata* 3: 1–194.
- Ibiricu, L.M., Casal, G.A., Martínez, R.D., Lamanna, M.C., Luna, M. y Salgado, L. 2013. *Katpensaurus goicoecheai*, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1351–1366.
- Janensch, W. 1914. Übersicht über die Wirbeltierfauna der Tendaguru-Schichten, nebst einer kurzen Charakterisierung der neu eingeführten Arten von Sauropoden. *Archiv für Biontologie* 3: 81–110.
- Janensch, W. 1929. Material und Formengehalt der Sauropoden in der Ausbeute der Tendaguru-Expedition. *Palaeontographica* (Supplement 7) 2: 1–34.
- Langer, M.C. 2004. Basal Saurischia. En: D. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*, 2nd edition. University of California Press, Berkeley, p. 25–46.
- Lavocat, R. 1954. Sur les dinosauriens du Continental Intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19th International Geological Congress* (Alger), *Actas* 1952: 65–68.
- Lydekker, R. 1893. The dinosaurs of Patagonia. *Anales del Museo de La Plata*, 2: 1–14.
- Mannion, P.D. y Calvo, J.O. 2010. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian-early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 155–181.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N. y Mateus, O. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 168: 98–206.
- Martinelli, A.G. y Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 6: 257–305.
- Martínez, R.N. 2009. *Adeoposaurus mognai* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha) with comments on adaptations of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 142–164.
- Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2009. A basal sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the early evolution of Sauropodomorpha. *PLoS ONE* 4: e4397. Doi: 10.1371/journal.pone.0004397
- Martínez, R.N., Haro, J.A. y Apaldetti, C.G. 2012. Braincase of *Panphagia protos* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology Memoir* 12: 70–82.
- Martínez, R.D., Giménez, O., Rodríguez, J., Luna, M. y Lamanna, M.C. 2004. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 107–120.
- Martínez, R.N., Sereno, P.C., Alcober, O.A., Colombi, C.E., Renne, P.R., Montañez, I.P. y Currie, B.S. 2011. A basal dinosaur from the Dawn of the Dinosaur Era in Southwestern Pangaea. *Science* 331: 201–210.
- McPhee, B.W., Yates, A.M., Choiniere, J.N. y Abdala, F. 2014. The complete anatomy and phylogenetic relationships of *Antetonitrus ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implications for the origins of Sauropoda. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171: 151–205.
- Novas, F.E. 1994. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 400–423.
- Otero, A. 2010. The appendicular skeleton of *Neuquensaurus*, a Late Cretaceous saltasaurine sauropod from Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 299–326.
- Otero, A. y Gasparini, Z. 2014. The history of the cast skeleton of *Diplodocus carnegii* Hatcher, 1901, at the Museo de la Plata, Argentina. *Annals of the Carnegie Museum* 82: 291–304.



- Otero, A. y Pol, D. 2013. Postcranial anatomy and phylogenetic relationships of *Mussaurus patagonicus* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1138–1168.
- Otero, A., Krupandan, E., Pol, D., Chinsamy, A. y Choiniere, J. 2015. A new basal Sauropodiform from South Africa and the phylogenetic relationships of basal sauropodomorphs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 174: 589–634.
- Pérez, L.M., Otero, A., Apesteguía, S. y Gallina, P.A. 2009. Estratigrafía y análisis tafonómico de *Bonitasaura salgadoi* Apesteguía, en el sitio "La Bonita" (Cretácico superior, Río Negro, Argentina). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11: 39–48.
- Pol, D. y Powell, J.E. 2007. New information on *Lessemsaurus sauro-poides* (Dinosauria: Sauropodomorpha) from the Upper Triassic of Argentina. *Special Papers in Palaeontology* 77: 223–243.
- Pol, D., Garrido, A. y Cerda, I.A. 2011. A new Sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of Patagonia and the origin and evolution of the Sauropod-type sacrum. *PLoS ONE* 6: e14572. Doi:10.1371/journal.pone.0014572.
- Powell, J.E. 1986. [Revisión de los Titanosaurios de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, 340 p. Inédita.].
- Powell, J.E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda-Titanosauridae) del Cretácico superior del Noroeste Argentino. En: J.L. Sanz y A.D. Buscalioni (Eds.), *Los Dinosaurios y su Entorno Biótico. Actas del Segundo Curso de Paleontología de Cuenca*. Instituto "Juan de Valdéz", Cuenca, p. 165–230.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: paleobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Record of the Queen Victoria Museum Launceston* 11: 1–173.
- Rauhut, O.W.M. 2002. Los dinosaurios de la Formación Cañadón Asfalto. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 39: 15R–16R.
- Rauhut, O.W.M. 2003. Revision of *Amygdalodon patagonicus* Cabrera, 1947 (Dinosauria Sauropoda). *Mitteilungen des Museums für Naturkunde Berlin, Geowiss. Reihe* 6: 173–181.
- Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Gimenez, O., Cúneo, R., Puerta, P. y Vacca, R. 1999. A new sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *National Science Museum Monographs* 15: 61–84.
- Salgado, L. 1993. Comments on *Chubutisaurus insignis* Del Corro. *Ameghiniana* 30: 265–270.
- Salgado, L. y Bonaparte, J.F. 2007. Sauropodomorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, p. 188–228.
- Salgado, L. y Coria, R.A. 2009. *Barrosasaurus casamiquelai* gen. et sp. nov., a new titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Anacleto Formation (Late Cretaceous: early Campanian) of Sierra Barrosa (Neuquén, Argentina). *Zootaxa* 2222: 1–16.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997a. Evolution of titanosaurid sauropods I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana* 34: 3–32.
- Salgado, L., Coria, R.A. y Calvo, J.O. 1997b. Presencia del género *Aeolosaurus* (Sauropoda, Titanosauridae) en la Formación Los Alamitos, Cretácico Superior de la provincia de Río Negro, Argentina. *Revista Universidade Guarulhos, Geociencias* 2: 44–46.
- Salgado, L., Apesteguía, S. y Heredia, S.E. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous Saltasaurinae titanosaur from North Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 623–634.
- Salgado, L., Gallina, P.A. y Paulina Carabajal, A. 2014. Redescription of *Bonatitan reigi* (Sauropoda: Titanosauria), from the Campanian–Maastrichtian of the Río Negro Province (Argentina). *Historical Biology* 27: 525–548.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S. y Cocca, J.R. 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 903–912.
- Sanz, J.L. 2007. *Cazadores de dragones. Historia del descubrimiento e investigación de los dinosaurios*. Editorial Ariel, Barcelona, 420 p.
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science* 284: 2137–2147.
- Sereno, P.C. 2006. The phylogenetic relationships of early dinosaurs: a comparative report. *Historical Biology* 19: 145–155.
- Sereno, P.C. 2007. Basal Sauropodomorpha: historical and recent phylogenetic hypotheses, with comments on *Ammosaurus major* (Marsh, 1889). *Special Papers in Palaeontology* 77: 261–289.
- Sereno, P.C., Martínez, R.N. y Alcober, O.A. 2012. Osteology of *Eoraptor lunensis* (Dinosauria, Sauropodomorpha). *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 12: 83–179.
- Smith, N.D. y Pol, D. 2007. Anatomy of a basal sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic Hanson Formation of Antarctica. *Acta Palaeontologica Polonica* 52: 657–674.
- Smith, R.M.H., Marsicano, C.A., Pol, D. y Mancuso, A.C. 2014. Ich-nology of sauropodomorph nests from Patagonia indicates Early Jurassic origin of herd-living and herding site fidelity. 4<sup>th</sup> *International Paleontological Congress* (Mendoza), *Actas*: 227.
- Tykoski, R.S. 2005. [Anatomy, ontogeny, and phylogeny of coelophysoid theropods. Tesis Doctoral. University of Texas, Austin, Texas, 553 p. Inédita.].
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria* 2nd edition. University California Press, Berkeley, p. 259–322.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Galton, P.M. 2007. A phylogenetic analysis of basal sauropodomorph relationships: implications for the origin of sauropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology* 77: 57–90.
- Varela, A.N., Veiga, G.D. y Poiré, D.G. 2012a. Sequence stratigraphic analysis of Cenomanian greenhouse palaeosols: A case study from southern Patagonia, Argentina. *Sedimentary Geology* 271–272: 67–82.
- Varela, A.N., Poiré, D.G., Martin, T., Gerdes, A., Goin, F.J., Gelfo, J.N. y Hoffmann, S. 2012b. U–Pb zircon constraints on the age of the Cretaceous Mata Amarilla Formation, Southern Patagonia, Argentina: its relationship with the evolution of the Austral Basin. *Andean Geology* 39: 359–379.
- Whitlock, J.A. 2011. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* 161: 872–915.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217–276.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5: 1–68.
- Wilson, J.A. y Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of "wide-gauge" trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology* 25: 252–267.
- Wilson, J.A. y Upchurch, P. 2003. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria – Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Palaeontology* 1: 125–160.
- Yates, A.M. 2007a. The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Houghton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology* 77: 9–55.

- Yates, A.M. 2007b. Solving a dinosaurian puzzle: the identity of *Aliwalialia rex* Galton. *Historical Biology* 19: 93–123.
- Yates, A.M. y Kitching, J.W. 2003. The earliest known sauropod dinosaur and the first steps towards sauropod locomotion. *Proceedings of the Royal Society of London B* 270: 1753–1758.
- Zurriaguz, V. y Powell, J.E. 2015. New contributions to the presacral osteology of *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda, Titanosauria) from the Upper Cretaceous of northern Argentina. *Cretaceous Research* 54: 283–300.

**Recibido:** 4 de junio de 2015

**Aceptado:** 12 de agosto de 2015

ANEXO 1 - Resumen del registro de Sauropodomorpha en la Argentina.

<i>Procedencia estratigráfica (Formación)</i>	<i>Taxón</i>	<i>Procedencia geográfica (Provincia)</i>	<i>Edad (piso)</i>	<i>Autor</i>
Ischigualasto	Eoraptor lunensis	San Juan	Carniense medio	Sereno et al., 1993
Ischigualasto	Panphagia protos	San Juan	Carniense medio	Martínez y Alcober, 2009
Ischigualasto	Chromogisaurus novasi	San Juan	Carniense medio	Ezcurra, 2010
Los Colorados	Riojasaurus incertus	La Rioja	Noriense/Rhaetiense	Bonaparte, 1967
Los Colorados	Coloradisaurus brevis	La Rioja	Noriense/Rhaetiense	Bonaparte, 1978
Los Colorados	Lessemsaurus sauropoides	La Rioja	Noriense-Rhaetiense	Bonaparte, 1999a
Laguna Colorada	Mussaurus patagonicus	Santa Cruz	Sinemuriense	Bonaparte y Vince, 1979
Quebrada del Barro	Leyesaurus marayensis	San Juan	Jurásico Inferior*	Apaldetti et al., 2011
Cañón del Colorado	Adeopapposaurus mognai	San Juan	Jurásico Inferior*	Martínez, 2009
Las Leoneras	Leonerasaurus taquetrensis	Chubut	Toarciense?	Pol et al., 2011
Cerro Carnerero	Amygdalodon patagonicus	Chubut	Toarciense/Bajociense	Cabrera, 1947
Cañadón Asfalto	Patagosaurus fariasi	Chubut	Aalenense/Batoniense	Bonaparte, 1979
Cañadón Asfalto	Volkheimeria chubutensis	Chubut	Aalenense/Batoniense	Bonaparte, 1979
Cañadón Calcáreo	Brachytrachelopan mesai	Chubut	Titoniense	Rauhut et al., 2005
Cañadón Calcáreo	Tehuelchesaurus benitezi	Chubut	Kimmeridgiense/Titoniense	Rich et al., 1999
Bajada Colorada	Leinkupal laticauda	Neuquén	Berriasiense/Valanginiense	Gallina et al., 2014
Rayoso	Rayososaurus agrioensis	Neuquén	Aptiense	Bonaparte, 1996
La Amarga	Amargasaurus cazaui	Neuquén	Barremiense	Salgado y Bonaparte, 1991
La Amarga	Zapalasaurus bonapartei	Neuquén	Barremiense/Aptiense	Salgado et al., 2006
Lohan Cura	Ligabuesaurus leanzai	Neuquén	Aptiense	Bonaparte et al., 2006
Lohan Cura	Agustinia ligabuei	Neuquén	Aptiense	Bonaparte, 1999b
Lohan Cura	Comahuesaurus windhauseni	Neuquén	Aptiense/Albiense	Carballido et al., 2012
Candeleros	Limaysaurus tessonei	Neuquén	Cenomaniense Inferior	(Calvo y Salgado, 1995)
Candeleros	Andesaurus delgadoi	Neuquén	Cenomaniense Inferior	Calvo y Bonaparte, 1991
Huincul	Cathartesaura anaerobica	Río Negro	Cenomaniense Superior	Gallina y Apesteguía, 2005
Huincul	Argentinosaurus huinculensis	Neuquén	Cenomaniense Superior	Bonaparte y Coria, 1993
Cerro Barcino	Chubutisaurus insignis	Chubut	Cenomaniense	del Corro, 1975
Bajo Barreal	Katapultisaurus goicoecheai	Chubut	Cenomaniense/Turonense	Ibárricu et al., 2013
Bajo Barreal	Epachthosaurus sciuttoi	Chubut	Cenomaniense/Turonense	Powell, 1990
Bajo Barreal	Drusilasaura deseadensis	Santa Cruz	Cenomaniense/Turonense	Navarrete et al., 2011
Río Neuquén	Mendozasaurus neguyelap	Mendoza	Turonense/Coniaciense	González Riga, 2003
Portezuelo	Futalognkosaurus dukei	Neuquén	Turonense/Coniaciense	Calvo et al., 2007
Portezuelo	Malarguesaurus florenciae	Mendoza	Turonense/Coniaciense	González Riga et al., 2009
Portezuelo	Muyelensaurus pecheni	Neuquén	Turonense/Coniaciense	Calvo et al., 2007
Río Neuquén	Rinconsaurus caudamirus	Neuquén	Turonense/Coniaciense	Calvo y González Riga, 2003

## ANEXO 1 - Continuación.

<i>Procedencia estratigráfica (Formación)</i>	<i>Taxón</i>	<i>Procedencia geográfica (Provincia)</i>	<i>Edad (piso)</i>	<i>Autor</i>
<i>Colhue Huapi</i>	<i>Argyrosaurus superbus</i>	<i>Chubut</i>	<i>Coniaciense/Maastrichtiense</i>	<i>Lydekker, 1893</i>
<i>Colhue Huapi</i>	<i>Elaltitan lilloi</i>	<i>Chubut</i>	<i>Coniaciense/Maastrichtiense</i>	<i>Mannion y Otero, 2012</i>
<i>Colhue Huapi</i>	<i>Aelosaurus colhuehuapensis</i>	<i>Chubut</i>	<i>Coniaciense/Maastrichtiense</i>	<i>Casal et al., 2007</i>
<i>Plottier</i>	<i>Petrobrasaurus puestohernandezi</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Santoniense</i>	<i>Filippi et al., 2011</i>
<i>Bajo de La Carpa</i>	<i>Bonitasaura salgadoi</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Santoniense</i>	<i>Apesteguía, 2004</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Neuquensaurus australis</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>(Huene, 1929)</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Laplatasaurus araukanicus</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Huene, 1929</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Pellegrinisaurus powelli</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Salgado, 1990</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Barrosasaurus casamiquelai</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Salgado y Coria, 2009</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Pitekunsaurus macayai</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Filippi y Garrido, 2008</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Narambuenatitan palomoi</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Filippi et al., 2011</i>
<i>Anacleto</i>	<i>Overosaurus paradasorum</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Coria et al., 2013</i>
<i>Cerro Fortaleza</i>	<i>Dreadnoughtus schrani</i>	<i>Santa Cruz</i>	<i>Campaniense</i>	<i>Lacovara et al., 2014</i>
<i>Pari Aike</i>	<i>Puertasaurus reuilli</i>	<i>Santa Cruz</i>	<i>Maastrichtiense</i>	<i>Novas et al., 2005</i>
<i>Angostura Colorada</i>	<i>Aelosaurus rionegrinus</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Powell, 1986</i>
<i>Allen</i>	<i>Antarctosaurus wichmannianus</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Huene, 1929</i>
<i>Allen</i>	<i>Rocasaurus muniozi</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Salgado y Azpilicueta, 2000</i>
<i>Allen</i>	<i>Bonatitan reigi</i>	<i>Río Negro</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Martinelli y Forasiepi, 2004</i>
<i>Allen</i>	<i>Panamericansaurus schroederi</i>	<i>Neuquén</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Calvo y Porfiri, 2010</i>
<i>Lecho</i>	<i>Saltasaurus loricatus</i>	<i>Salta</i>	<i>Campaniense/Maastrichtiense</i>	<i>Bonaparte y Powell, 1980</i>

\*Sin datos sobre el piso/edad.



# SÍNTESIS DEL REGISTRO FÓSIL DE DINOSAURIOS TIREÓFOROS EN GONDWANA

XABIER PEREDA-SUBERBIOLA<sup>1</sup>, IGNACIO DÍAZ-MARTÍNEZ<sup>2</sup>, LEONARDO SALGADO<sup>2</sup> Y SILVINA DE VALAIS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, 48080 Bilbao, España. [xabier.pereda@ehu.es](mailto:xabier.pereda@ehu.es)

<sup>2</sup>CONICET - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Av. General Roca 1242, 8332 General Roca, Río Negro, Argentina. [inaportu@hotmail.com](mailto:inaportu@hotmail.com); [lsalgado@unrn.edu.ar](mailto:lsalgado@unrn.edu.ar); [sdevalais@yahoo.com.ar](mailto:sdevalais@yahoo.com.ar)

**Resumen.** Thyreophora es un clado de dinosaurios ornitisquios que reúne a estegosaurios, anquilosaurios y formas basales como *Scelidosaurus*. Su registro fósil se extiende desde el Jurásico Inferior hasta el Cretácico Superior. Muchos de los fósiles de tireóforos descubiertos hasta la fecha provienen de yacimientos situados en el hemisferio norte. No obstante, el registro gondwánico comprende relevantes restos esqueléticos y/o icnitas en Sudamérica, África, Madagascar, Australia, Nueva Zelanda y la Antártida. Los tireóforos podrían estar representados en África desde el Jurásico Inferior–Medio. Se ha documentado su presencia en el Jurásico Superior de Tanzania (estegosaurio *Kentrosaurus*) y en el límite Jurásico–Cretácico de Bolivia (huellas). Durante el Cretácico Temprano, los estegosaurios estuvieron presentes en Sudáfrica (*Paranthodon*) y la Argentina (forma indeterminada), y los anquilosaurios en Australia (*Minmi*). Los anquilosaurios también tienen registro en el Cretácico Superior de Sudamérica (restos esqueléticos en la Argentina y huellas en Bolivia), la Antártida (*Antarctopelta*), Nueva Zelanda y posiblemente Madagascar. La presencia de anquilosaurios y estegosaurios posibles en el Cretácico Superior de la India está sin confirmar. Desde un punto de vista paleobiogeográfico, los tireóforos gondwánicos parecen provenir de diferentes dispersiones desde Laurasia. Los estegosaurios africanos serían el testimonio de dos eventos de dispersión ocurridos durante el Jurásico Medio–Tardío. Los anquilosaurios gondwánicos tampoco resultan de una radiación única: *Minmi* podría representar un linaje relictual establecido en Australia durante el Jurásico antes de la dicotomía Nodosauridae–Ankylosauridae, mientras que los nodosáuridos de la Argentina y la Antártida serían el resultado de una o varias dispersiones desde América del Norte durante el Cretácico Tardío.

**Palabras clave.** Thyreophora. Stegosauria. Ankylosauria. Jurásico–Cretácico. Gondwana.

**Abstract.** FOSSIL RECORD OF THYREOPHORAN DINOSAURS IN GONDWANA: A SYNTHESIS. Thyreophora is a clade of ornithischian dinosaurs composed of stegosaurs, ankylosaurs, and basal forms such as *Scelidosaurus*. Thyreophorans have a long fossil record, extending from the Lower Jurassic to the Upper Cretaceous. Most of the fossils come from localities in the Northern Hemisphere. However, the thyreophoran record of Gondwana includes significant skeletal remains and tracks in South America, Africa, Madagascar, Australia, New Zealand and Antarctica. Thyreophorans could be present in Africa since the Early–Middle Jurassic. They are well documented in the Upper Jurassic of Tanzania (stegosaur *Kentrosaurus*) and the Jurassic–Cretaceous transition of Bolivia (tracks). Stegosaurs were present in South Africa (*Paranthodon*) and Argentina (indeterminate form) during the Early Cretaceous, whereas ankylosaurs were present at this time in Australia (*Minmi*). Ankylosaurs have been recorded in the Late Cretaceous of South America (body fossils in Argentina and tracks in Bolivia), Antarctica (*Antarctopelta*), New Zealand, and likely Madagascar. The presence of both ankylosaurs and stegosaur in India needs to be confirmed. From a palaeobiogeographical point of view, it seems that Gondwanan thyreophorans come from different migrations from Laurasia. The African stegosaurs could be the result of two independent dispersal events during the Middle–Late Jurassic. The Gondwanan ankylosaurs do not come either from a single radiation: *Minmi* may represent a relictual Jurassic ankylosaur lineage in Australia prior to the dichotomy Nodosauridae–Ankylosauridae, whereas the Argentinian and Antarctic nodosaurids probably represent one or several Late Cretaceous dispersals between North and South America.

**Key words.** Thyreophora. Stegosauria. Ankylosauria. Jurassic–Cretaceous. Gondwana.

LOS TIREÓFOROS son un grupo de dinosaurios ornitisquios fitófagos principalmente caracterizados por la presencia de osteodermos en la parte dorsal del cuerpo (tireóforo significa precisamente “portador de escudos”, en griego). Thyre-

ophora se define filogenéticamente como el clado troncal (“stem-based”) consistente en todos los ornitisquios más estrechamente emparentados con *Ankylosaurus* que con *Triceratops* (Sereno, 1998; Norman *et al.*, 2004) (Fig. 1). El tér-

mino Thyreophora fue propuesto por Nopcsa (1915) para designar un suborden de ornitiskios cuadrúpedos provistos de osteodermos, que incluía originalmente a estegosaurios, anquilosaurios y ceratopsios. Tras el reajuste sistemático en los años 80, se excluyó a los ceratopsios del clado Thyreophora (Sereno, 1986, 1998).

La monofilia de los tireóforos está plenamente aceptada (Norman *et al.*, 2004; Butler *et al.*, 2008). La presencia de osificaciones dérmicas no es exclusiva de los tireóforos y puede estar presente en otros grupos de dinosaurios (*e.g.*, saurópodos titanosaurios, D'Emic *et al.*, 2009; Vidal *et al.*, 2014). No obstante, los tireóforos son los únicos que poseen dorsalmente hileras parasagitales de elementos dermatoesqueléticos, incluyendo numerosos osteodermos individuales. Thyreophora reúne a estegosaurios (todos los tireóforos más emparentados con *Stegosaurus* que con

*Ankylosaurus*) y anquilosaurios (todos los tireóforos más emparentados con *Ankylosaurus* que con *Stegosaurus*), ambos conformando Eurypoda, más una serie de formas basales (Sereno, 1986, 1998). Entre las mismas se encuentran *Scelidosaurus*, *Emausaurus* y *Scutellosaurus* (Norman *et al.*, 2004). Los tireóforos basales pudieron ser bípedos o combinar una locomoción bípeda y cuadrúpeda, mientras que los estegosaurios y anquilosaurios eran obligatoriamente cuadrúpedos (Maidment y Barrett, 2014). Los estegosaurios eran formas de mediano tamaño (hasta 9 m de longitud) con dos hileras longitudinales de espinas o placas que se extienden desde la región cervical hasta la caudal; en el extremo de la cola poseían dos pares de espinas alargadas que utilizaban probablemente como sistema de defensa activa (Galton y Upchurch, 2004; Galton, 2012). Alcanzaron su mayor diversidad durante el Jurásico Medio–Tardío. Por su parte, los

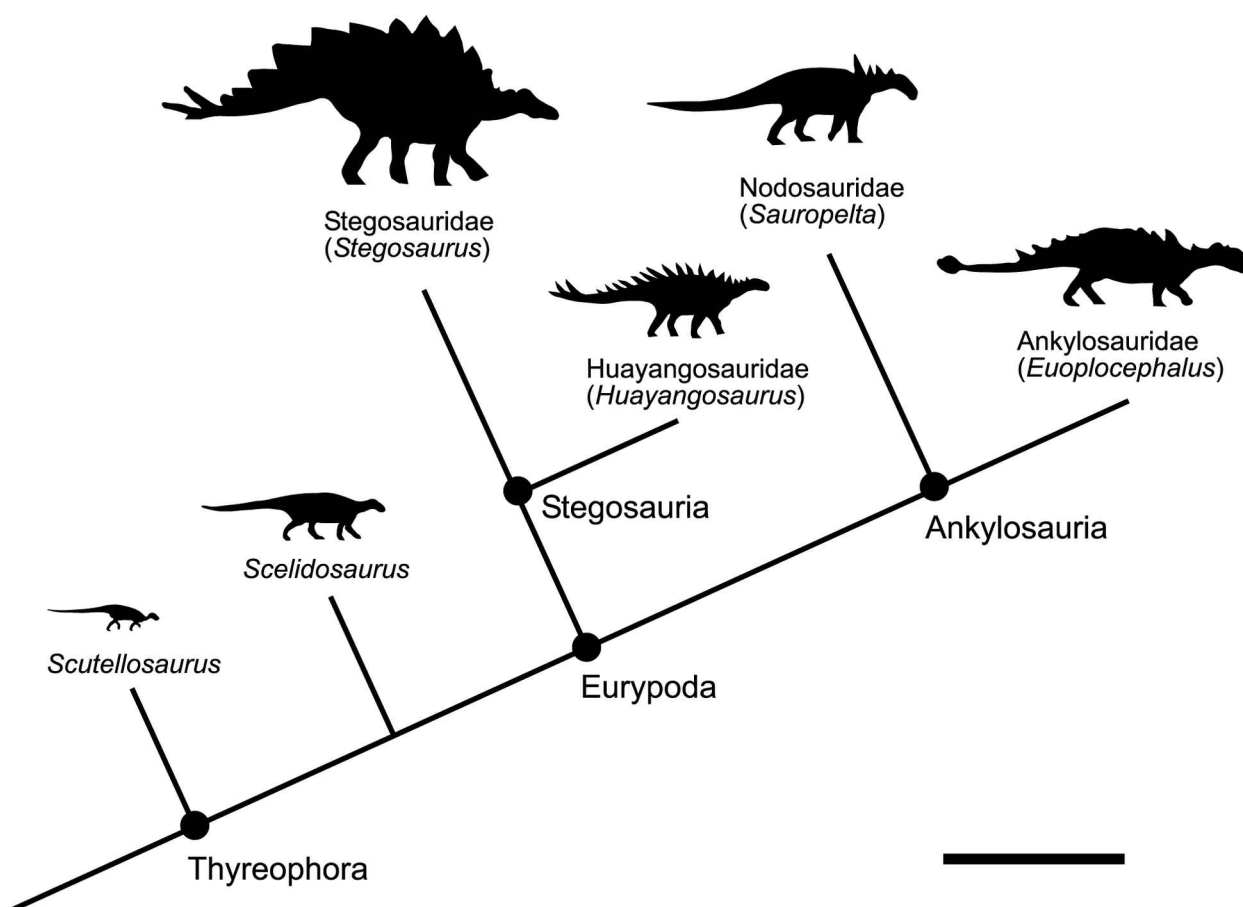


Figura 1. Filogenia simplificada de los Thyreophora según Maidment *et al.* (2008) y Thompson *et al.* (2012). Escala= 4 m.

anquilosaurios son los dinosaurios acorazados por antonomasia, ya que presentan un gran desarrollo del dermatoesqueleto, con una amplia gama de elementos dérmicos de forma y tamaño variable (*e.g.*, espinas, placas, osículos). Asimismo, el cráneo estaba ornamentado con osificaciones dérmicas en sus superficies dorsal y lateral, como resultado de su fusión o de un remodelado de la superficie dorsal del techo craneal (Vickaryous *et al.*, 2001). De tamaño pequeño a mediano, los anquilosaurios son los tireóforos que lograron una mayor diversificación, sobre todo durante el Cretácico (Vickaryous *et al.*, 2004; Carpenter, 2012). Se clasifican generalmente en dos familias: Ankylosauridae y Nodosauridae (Coombs, 1978; Coombs y Maryańska, 1990; Vickaryous *et al.*, 2004). Actualmente, la validez de un tercer clado de anquilosaurios no está consensuada; en efecto, análisis filogenéticos recientes (Thompson *et al.*, 2012; Arbour y Currie, 2015) muestran que los Polacanthidae de Carpenter (2001, 2012) conforman un grupo parafilético compuesto por nodosáuridos y anquilosáuridos basales.

El registro fósil de Thyreophora se extiende desde el Jurásico Inferior hasta el Cretácico terminal, e incluye tanto restos esqueléticos como icnitas. Los restos fósiles de tireóforos se han descubierto en todos los continentes, incluida la Antártida (Gasparini *et al.*, 1987). La mayor parte de los fósiles hallados hasta la fecha proviene de yacimientos situados en los continentes laurasiáticos. Se han reconocido más de 60 especies de tireóforos, muchas de las cuales corresponden a anquilosaurios, habiéndose descrito la mayor parte de las mismas en América del Norte, Asia y Europa (Galton y Upchurch, 2004; Vickaryous *et al.*, 2004; Maidment *et al.*, 2008; Arbour y Currie, en prensa).

El registro gondwánico de tireóforos es más limitado, aunque incluye hallazgos relevantes en Sudamérica (Argentina, Bolivia y Brasil), Australia, África (Marruecos, Níger, Sudáfrica y Tanzania), Madagascar, Nueva Zelanda y la Península Antártica (Fig. 2; Tabs. 1–2). El registro de tireóforos en la India es controvertido.

El objetivo de este trabajo es ofrecer una síntesis actualizada del registro osteológico e icnológico de tireóforos en Gondwana. Asimismo, se aportan datos sobre la distribución geográfica y temporal de estos taxones y se discuten las implicaciones paleobiogeográficas de los tireóforos gondwánicos. Para la sistemática de estegosaurios, se ha seguido la propuesta de Maidment *et al.* (2008). En el caso de los anquilosaurios, se ha utilizado básicamente el trabajo de Vickaryous *et al.* (2004), con actualizaciones recientes (Carpenter, 2012; Thompson *et al.*, 2012; Arbour y Currie, 2015, y referencias allí mencionadas). A no ser que se indique, la edad de las unidades fosilíferas está tomada de la base de datos de Weishampel *et al.* (2004).

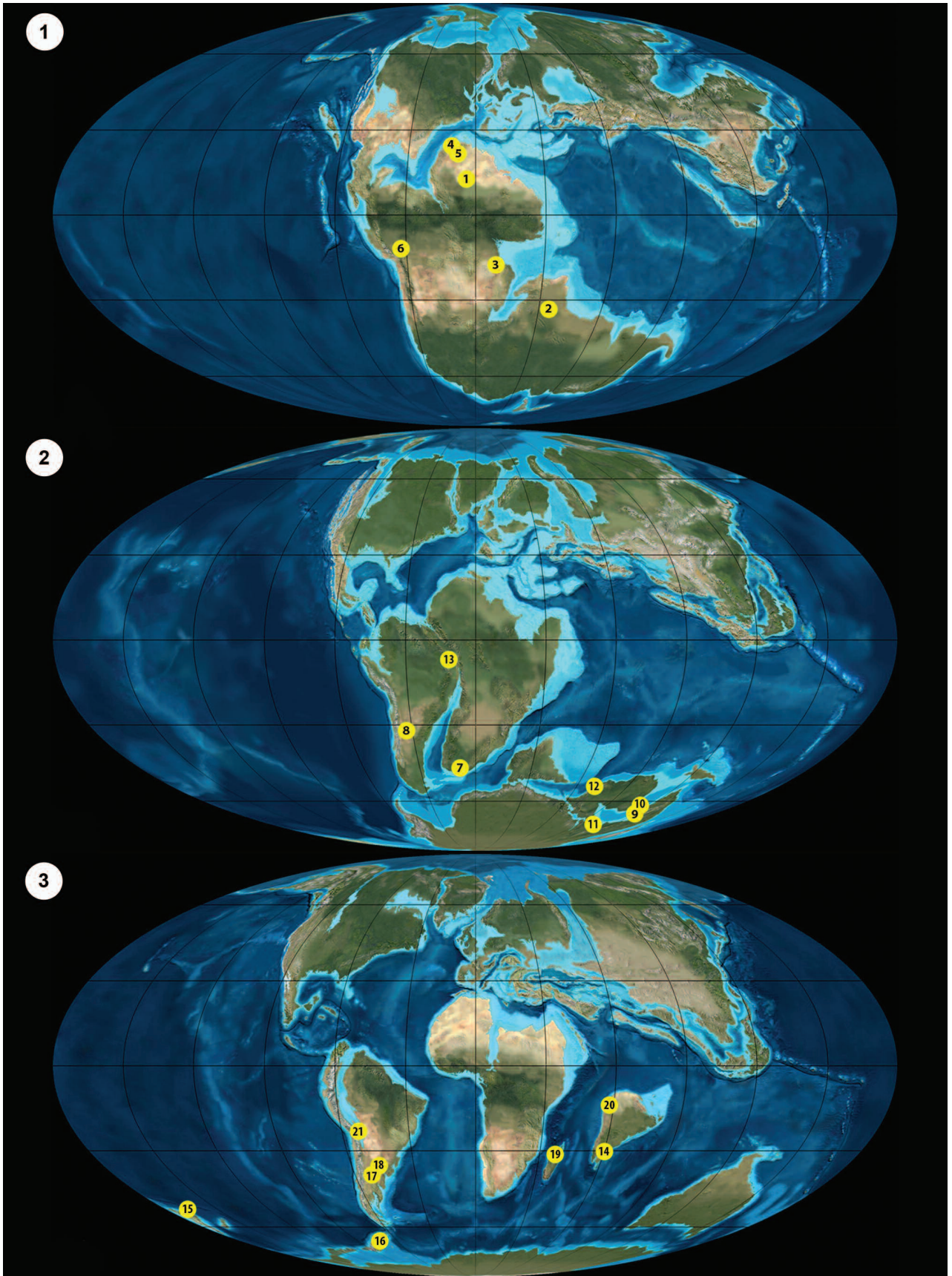
## REGISTRO OSTEOLÓGICO

### Jurásico Inferior–Medio

El registro más antiguo de un tireóforo es *Scelidosaurus harrisonii* del Sinemuriense de Inglaterra (Owen, 1861). Otros tireóforos basales del Liásico son *Scutelosaurus lawleri* y *Emausaurus ernsti* (véase Norman *et al.*, 2004). Galton (2005) describió posibles restos apendiculares de estegosaurio en el Triásico Superior (Rético) de Inglaterra. No obstante, es más probable que este material pertenezca a un sauropodomorfo basal (u otro arcosaurio de gran tamaño) que a un estegosaurio (Butler *et al.*, 2006; Redelstorff *et al.*, 2014). El

**Figura 2.** Distribución geográfica y temporal de los tireóforos de Gondwana. Mapas paleogeográficos tomados de Ron Blakey [<http://cpgeosystems.com/mollglobe.html>]. 1, Jurásico Medio–Superior. Registro osteológico: 1, Thyreophora indet., Fm. Tiouarén, Marruecos; 2, ?Thyreophora indet., Fm. Kota, India; 3, estegosaurio *Kentrosaurus aethiopicus*, Fm. Tendaguru, Tanzania. Registro icnológico: 4, posibles huellas tireóforas, fms. Arganane y Arhbalou, Marruecos; 5, *Deltapodus* isp., Fm. Iouaridène, y cf. *Stegopodus* isp., Fm. indeterminada, Marruecos; 6, huellas tireóforas (varios morfotipos), Fm. La Puerta, Bolivia. 2, Cretácico Inferior. Registro osteológico: 7, estegosaurio *Paranthodon africanus*, Fm. Kirkwood sup., Sudáfrica; 8, Stegosauria indet., Fm. La Amarga, Argentina; 9, anquilosaurio *Minmi paravertebra*, Fm. Bungil, Australia; 10, *Minmi* sp., fms. Toolebuc y Allaru; Ankylosauria indet., Fm. Winton, Australia; 11, Ankylosauria indet., "Fm. Wunthaggi" y Fm. Eumeralla, Australia. Registro icnológico: 12, posibles huellas estegosaurias y cf. *Tetrapodosaurus* isp., Broome Sandstone, Australia; 13, supuestas icnitas anquilosaurias, Fm. Piranhas, Brasil. 3, Cretácico Superior. Registro osteológico: 14, ?Stegosauria indet., Grupo Trichinopoly, India; 15, Ankylosauria indet., Fm. Tahora, Nueva Zelanda; 16, anquilosaurio *Antarctopelta oliveroi*, Fm. Santa Marta, Antártida; 17, Nodosauridae indet., Fm. Allen; ?Ankylosauria indet., Fm. indeterminada del Grupo Neuquén, Argentina; 18, ?Nodosauridae indet., Fm. Puerto Yeruá, Argentina; 19, ?Ankylosauria indet., Fm. Maevarano, Madagascar; 20, ?Ankylosauria indet., Fm. Lameta (Maastrichtiense), India. Registro icnológico: 21, *Ligabueichnium bolivianum* (¿huellas anquilosaurias o ceratopsias?), Fm. Toro Toro; posibles huellas anquilosaurias, Fm. El Molino, Bolivia. Para más detalles, consúltese el texto y la Tabla 1.







registro óseo más antiguo de indudables estegosaurios proviene del Jurásico Medio de Europa y Asia; se trata de esqueletos articulados de *Huayangosaurus taibaii* en Sichuan (Averianov *et al.*, 2007; Maidment *et al.*, 2008). Otros estegosaurios del Jurásico Medio son *Chungkingosaurus*, *Gigantspinosaurus* y *Tuojiangosaurus* del Bathoniense–Calloviense de Sichuan (Maidment y Wei, 2006; edad según Li *et al.*, 2011), y *Loricatosaurus* del Calloviense de Europa (*Lexovisaurus* según Galton y Upchurch, 2004; véase Maidment *et al.*, 2008). Por su parte, los restos más antiguos de anquilosaurios provienen del Calloviano de Inglaterra (*Sarcolestes*; véase Galton, 1983) y del Bathoniense–Calloviense de China ("*Tianchisaurus*", *nomen dubium* según Vickaryous *et al.*, 2004; Arbour y Currie, 2015).

Nath *et al.* (2002) describieron un supuesto tireóforo proveniente de estratos del miembro superior de la Formación Kota de la India, de posible edad liásica (Pliensbachense–Toarciense según Bandyopadhyay, 1999; Jurásico Medio a Cretácico Inferior según Prasad y Manhas, 2007), y lo asignaron a Ankylosauria. Las afinidades de este espécimen, que consiste en restos maxilares, mandibulares, dientes, vértebras, escápula y osteodermos, son ambiguas: Wilson y Mohabey (2006) consideran que se trata de un crocodilomorfo (¿teleosáurido? según Prasad y Manhas, 2007), mientras que Norman *et al.* (2007) interpretan el material como perteneciente a Thyreophora *incertae sedis*. En África, Ridgwell y Sereno (2010) han descrito de manera preliminar un tireóforo basal en la Formación Tiouarén de Níger (Jurásico Medio según Rahut y López-Arbarello, 2009). El material consiste en restos desarticulados de varios individuos subadultos y adultos, incluyendo dientes, huesos del esqueleto apendicular y osteodermos. Se trataría de un nuevo taxón, aún sin describir, de unos 2 m de longitud. Ridgwell y Sereno (2010) consideran que es un tireóforo más avanzado que *Scutellosaurus*, pero situado fuera de Euryopoda.

### Jurásico Superior

Los estegosaurios alcanzaron una amplia distribución geográfica durante el Jurásico Superior, con registros conocidos en América del Norte, Asia, Europa y África (Galton y Upchurch, 2004; Galton, 2012). Además de *Jiangunosaurus* del Oxfordiense de la Región Autónoma Uigur de Sinkiang

en China (Jia *et al.*, 2007), se conoce material indeterminado de estegosaurio en otras regiones de Asia (Averianov *et al.*, 2007). En América del Norte, al menos dos especies del icónico *Stegosaurus* (incluido *Hesperosaurus* Carpenter *et al.*, 2001) están presentes en el Kimmeridgiense–Titioniense del oeste de Estados Unidos (véase Maidment *et al.*, 2008; Galton, 2012, y referencias allí mencionadas). En Europa, se han identificado dos géneros distintos en el Kimmeridgiense–Titioniense de la Península Ibérica: *Dacentrurus* y *Stegosaurus* (Galton, 1991; Casanovas-Cladellas *et al.*, 1999; Escaso *et al.*, 2007; Maidment *et al.*, 2008). *Dacentrurus* también está presente en yacimientos clásicos de Inglaterra y Francia (Galton, 1985, 1991). El género *Miragaia* de Portugal (Mateus *et al.*, 2009) es probablemente un sinónimo de *Dacentrurus* (según Cobos *et al.*, 2010).

El registro Kimmeridgiense–Titioniense de anquilosaurios en el hemisferio norte parece limitado a América del Norte (*Gargoyleosaurus* y *Mymoorapelta* en el oeste de Estados Unidos) y Europa (*Dracopelta* en Portugal) (véase Perea-Suberbiola *et al.*, 2005; Carpenter, 2012, y referencias allí mencionadas).

En los continentes gondwánicos, únicamente se ha documentado la presencia de tireóforos en el Jurásico Superior de África (Fig. 2A), más concretamente del estegosaurio *Kentrosaurus aethiopicus* en el Kimmeridgiense–Titioniense de Tendaguru, en Tanzania (Hennig, 1915; Galton, 1982). Se estima que durante las excavaciones se recuperaron más de un millar de huesos fósiles de *Kentrosaurus* pertenecientes a unos cincuenta individuos (Hennig, 1925). Parte de este material está hoy extraviado o fue destruido durante la Segunda Guerra Mundial, aunque se conservan moldes de yeso en el *Museum für Naturkunde* de Berlín, Alemania (véase Maier, 2003). El lectotipo incluye un esqueleto parcial articulado que, junto al paralectotipo, forma parte del esqueleto de Berlín (Mallison, 2011). *Kentrosaurus* es un estegosaurio de tamaño medio (5 m de longitud) caracterizado por presentar vértebras dorsales cuyo arco neural es dos veces más alto que el centro y con una combinación peculiar de placas y espinas en el dermatoesqueleto (Galton, 1982; Maidment *et al.*, 2008).

No hay registro conocido de restos esqueléticos de anquilosaurios en el Jurásico de Gondwana.

### Cretácico Inferior

La diversidad de los estegosaurios parece reducirse en el Cretácico, mientras que se incrementa notablemente la diversidad de los anquilosaurios. Aun así, se han descrito restos esqueléticos de estegosaurios en el Cretácico Inferior de Europa, Asia, África y Sudamérica. *Dacentrurus* y *Stegosaurus* podrían haber sobrevivido durante el Cretácico Temprano en la Península Ibérica y en China, respectivamente (Maidment *et al.*, 2008). Otros registros en Asia y Europa están basados en restos óseos fragmentarios (Averianov *et al.*, 2007; Maidment *et al.*, 2008; Maidment, 2010).

En los continentes del hemisferio sur, se han registrado estegosaurios en el Cretácico Inferior de África y Sudamérica (Fig. 2B). En África, *Paranthodon africanus* proviene del Valanginiense–Hauteriviense de la Formación Kirkwood de Sudáfrica (edad según Le Loeuff *et al.*, 2012). Está basado en la extremidad rostral de un cráneo con dientes maxilares (Galton y Coombs, 1981). A diferencia de otros estegosaurios, posee un paladar secundario óseo parcialmente desarrollado en el maxilar (Maidment *et al.*, 2008). La presencia de estegosaurios en las “capas con dinosaurios” del Cretácico Inferior de Malawi, citada por Jacobs *et al.* (1990), es dudosa. Otro tanto puede decirse de un supuesto fémur de estegosaurio del Cretácico “medio” de Marruecos (Galton y Upchurch, 2004). En Sudamérica, se ha descrito material indeterminado de estegosaurio en el Barremiense–Aptiense inferior del miembro basal de la Formación La Amarga de Neuquén, en la Argentina (Bonaparte, 1996; Novas, 2009). El material, que consiste en un posible supraorbital, vértebras cervicales y una caudal, así como placas dérmicas, pertenecería a dos individuos (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013). Estos restos fueron asignados a un ornitisquio indeterminado por Maidment *et al.* (2008). Sin embargo, una reevaluación reciente del material indica que presenta una combinación de caracteres únicamente conocida en estegosaurios (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013).

Por lo que respecta a los anquilosaurios, su registro en el Cretácico Inferior cubre América del Norte, Europa, Asia y Australia. Todos los taxones descritos en América del Norte provienen de Estados Unidos (Carpenter y Kirkland, 1998; Vickaryous *et al.*, 2004): *Gastonia* y *Hoplitosaurus* en el Barremiense, *Sauropelta* y *Tatankacephalus* en el Aptiense–

Albiense y *Pawpawsaurus*, *Silvisaurus* y *Texasetes* en el Albiense. Además, *Animantax*, *Cedarpelta* y *Peloroplites* provienen del Albiense–Cenomaniense (Carpenter *et al.*, 2008). En Europa, se reconocen tres géneros con registro básicamente en Inglaterra: *Hylaeosaurus* en el Valanginiense, *Polacanthus* en el Valanginiense–Aptiense y *Anoplosaurus* en el Albiense (Pereda-Suberbiola, 1993; Pereda-Suberbiola y Barrett, 1999; Blows y Honeysett, 2014). En Asia, más precisamente en China y Mongolia, se reconocen los siguientes taxones de anquilosaurio (Han *et al.*, 2014; Arbour y Currie, 2015): *Liaoningosaurus*, *Sauroplices*, *Chuanqilong* (Barremiense–Aptiense), *Shamosaurus* (Aptiense–Albiense) y *Dongyangopelta* (Albiense–Cenomaniense). La edad de *Taohelong* es imprecisa (Yang *et al.*, 2013). *Crichtonpelta* podría provenir del Albiense (Arbour y Currie, 2015).

El único taxón de anquilosaurio descrito para el Cretácico Inferior de Gondwana es *Minmi* del Aptiense–Albiense de Australia (Molnar, 1980, 1996). Basado en dos esqueletos, uno de ellos parcial y otro relativamente completo (asignados respectivamente a *Minmi paravertebra* y *Minmi* sp. indet.), se trata del anquilosaurio mejor conocido en el hemisferio sur. El espécimen más completo parece estar momificado y conserva restos del contenido estomacal (cololito descrito por Molnar y Clifford, 2000). El cráneo carece de la mayoría de las ornamentaciones dérmicas típicas de otros anquilosaurios, por lo que se observan las suturas entre los huesos craneales (Molnar, 1996). Además, este ejemplar conserva la mayor parte de los elementos de la coraza dérmica *in situ* (Molnar, 2001). Por su parte, el holotipo de *M. paravertebra* muestra un tipo particular de tendones osificados (“paravértebras” de Molnar y Frey, 1987), que también está presente en *Minmi* sp. y *Hungarosaurus* del Santoniense de Hungría (Ősi y Makádi, 2009). Por esta razón, Arbour y Currie (2015) consideran que *Minmi paravertebrae* es un *nomen dubium* y proponen que el material de *Minmi* sp. debería asignarse a un nuevo género (véase Agnolín *et al.*, 2010 para una opinión diferente). Barrett *et al.* (2010) y Leahey y Salisbury (2013) mencionan otro material fragmentario de anquilosaurio del Hauteriviense–Cenomaniense de Australia, incluyendo restos articulados o aislados de *Minmi* y dientes de un taxón posiblemente distinto de *Minmi* (Tab. 1).

Se ha citado la presencia de anquilosaurios en el “Conti-

mental Intercalaire" (Albienseo–Cenomaniense) de Mali y Níger, en África (véase Weishampel *et al.*, 2004), pero el material es fragmentario y no ha sido descrito en detalle, por lo que no puede confirmarse.

### Cretácico Superior

Durante el Cretácico Tardío, la distribución de los anquilosaurios se hace prácticamente cosmopolita, ya que se han descubierto restos esqueléticos en el Cretácico Superior de todos los continentes excepto África y Oceanía (Weishampel *et al.*, 2004).

**TABLA 1. Registro osteológico fósil de dinosaurios tireóforos en Gondwana.**

<b>Taxón</b>	<b>Unidad geológica</b>	<b>Edad</b>	<b>Procedencia</b>	<b>Referencias</b>
<i>Thyreophora basal</i>				
<i>Thyreophora</i> indet. [1]	Fm. Tiouarén	Jurásico Medio (según Rauhut y López-Arbarello, 2009)	Níger	Ridgwell y Sereno (2010)
? <i>Thyreophora</i> indet. [2] (podría ser un crocodilomorfo) *	Fm. Kota (sup.)	Liásico? (Jurásico Medio–Cretácico Inferior según Prasad y Manhas, 2007)	India	Nath et al. (2002)
<i>Stegosauria</i>				
<b>Kentrosaurus aethiopicus</b> [3]	Fm. Tendaguru	Kimmeridgiense superior–Titoniense (según Le Loeuff et al., 2012)	Tanzania	Hennig (1915, 1925); Galton (1982)
<b>Paranthodon africanus</b> [7]	Fm. Kirkwood	Valanginiense–Hauteriviense (según Le Loeuff et al., 2012)	Sudáfrica	Galton y Coombs (1981)
<i>Stegosauria</i> indet. [8]	Fm. La Amarga	Barremiense–Aptiense inferior	Argentina	Bonaparte (1996); Novas (2009); Pereda-Suberbiola et al. (2013)
? <i>Stegosauria</i> indet. [14] (dudoso)*	Gr. Trichinopoly	Coniaciense	India	Yadagiri y Ayyasami (1979); Galton (2012)
<i>Ankylosauria</i>				
<b>Minmi paravertebra</b> [9]	Fm. Bungil	Aptiense	Australia	Molnar (1980)
<b>Minmi</b> sp. [10]	Fms. Toolebuc y Allaru	Albiense	Australia	Molnar (1996)
<i>Ankylosauria</i> indet. [11]	"Fm. Wonthaggi"	Hauteriviensesuperior–Albiense	Australia	Barrett et al. (2010)
	Fm. Eumeralla	Aptiense superior–Albiense		
<i>Ankylosauria</i> indet. [10]	Fm. Winton	Albiense superior–Cenomaniense	Australia	Leahey y Salisbury (2013)
<i>Ankylosauria</i> indet. [15]	Fm. Tahora	Campaniense	Nueva Zelanda	Molnar y Wiffen (1994)
<b>Antarctopelta oliveroi</b> [16]	Fm. Santa Marta	Campaniense superior–Maastrichtiense inferior (según Olivero, 2012)	Antártida	Gasparini et al. (1987, 1996); Salgado y Gasparini (2006); Arbour y Currie (2015)
<i>Nodosauridae</i> indet. [17]	Fm. Allen	Campaniense–Maastrichtiense	Argentina	Coria y Salgado (2001)
? <i>Nodosauridae</i> indet. [18]	Fm. Puerto Yeruá	Cretácico Superior?	Argentina	De Valais et al. (2003); Novas (2009)
? <i>Ankylosauria</i> indet. [17]	Fm. indet., Gr. Neuquén	Cretácico Superior	Argentina	Huene (1929); Novas (2009)
? <i>Ankylosauria</i> indet. [19]	Fm. Maevarano	Maastrichtiense	Madagascar	Piveteau (1926); Maidment et al. (2008)
? <i>Ankylosauria</i> indet. [20] (sin describir)	Fm. Lameta	Maastrichtiense	India	Chatterjee y Rudra (1996)

Los números entre corchetes hacen referencia a los mapas de la Figura 2. Se indica con un asterisco el material cuyas afinidades son controvertidas.  
**Abreviaturas:** Gr, Grupo; Fm., Formación.

En América del Norte se ha reconocido más de una docena de taxones entre Estados Unidos y Canadá: *Nodosaurus* y *Stegopelta* en el Cenomaniense, *Niobrariasaurus* en el Coniaciense–Campaniense, y *Ahshislepelta*, *Aletopelta*, *Ankylosaurus*, *Edmontonia*, *Euoplocephalus*, *Glyptodontopelta*, *Nodocephalosaurus*, *Panoplosaurus* y *Ziapelta* en el Campaniense–Maastrichtiense (Vickaryous *et al.*, 2004; Carpenter, 2012; Arbour y Currie, 2015). *Anodontosaurus*, *Dyoplosaurus* y *Scolosaurus*, del Campaniense–Maastrichtiense de Canadá, podrían ser taxones válidos o sinónimos de *Euoplocephalus* (Coombs y Maryañska, 1990; Arbour y Currie, 2013, 2015). En Asia, la diversidad es menor, con taxones definidos en Mongolia, China y Uzbekistán: *Talarurus* y *Tsaganetgia* (Cenomaniense–Santoniense), *Gobisaurus* (Turoniense), *Pinacosaurus*, *Saichania*, *Tarchia* y *Zaraapelta* (Campaniense) (Arbour y Currie, 2015). En Europa, únicamente se han identificado los géneros *Hungarosaurus* en el Santoniense y *Struthiosaurus* en el Santoniense–Maastrichtiense (García y Pereda-Suberbiola, 2003; Ősi, 2005; Ősi *et al.*, 2014).

En el hemisferio sur, se han descrito restos esqueléticos de anquilosaurios en el Cretácico Superior de la Antártida, Argentina, Nueva Zelanda, Madagascar y la India (Gasparini *et al.*, 1996; Weishampel *et al.*, 2004) (Fig. 2C).

El material de anquilosaurio antártico, primer dinosaurio descrito en dicho continente, proviene de estratos marinos del Campaniense superior–Maastrichtiense inferior (edad según Olivero, 2012) de la Isla James Ross, al noreste de la Península Antártica (Gasparini *et al.*, 1987). Los restos consisten en un fragmento de dentario, dientes, vértebras de la región cervical, dorsal, sacra y caudal, costillas, escápula e ilion fragmentarios, metápodos, falanges y elementos del dermatoesqueleto, que podrían pertenecer a un único individuo (Gasparini *et al.*, 1996), que se halló asociado a invertebrados, peces y reptiles marinos (Olivero *et al.*, 1991; Salgado y Gasparini, 2006). Pequeños osículos dérmicos asociados a las costillas presentan una estructura histológica original (Ricqlès *et al.*, 2001). A partir del material mencionado y de algunos restos adicionales, Salgado y Gasparini (2006) erigieron *Antarctopelta oliveroi* considerándolo como un Ankylosauria *incertae sedis* de tamaño pequeño o mediano (3–4 m de longitud). Recientemente, Carpenter (2012) y Arbour y Currie (2015) han puesto en duda la validez de este taxón aduciendo que está basado en material no diag-

nóstico y que algunos elementos del holotipo pueden pertenecer a plesiosaurios y mosasaurios. Arbour y Currie (2015) consideran que es un *nomen dubium* y asignan el material de anquilosaurio a un Nodosauridae indeterminado.

El material argentino proviene del Campaniense–Maastrichtiense de la provincia de Río Negro en el norte de la Patagonia, e incluye restos aislados (un diente, vértebras dorsales y caudales, un fémur y varios osteodermos) que podrían pertenecer a uno o varios individuos de pequeño tamaño (Coria y Salgado, 2001). Estos autores asignaron este material a un nodosáurido indeterminado. Según Arbour y Currie (2015), la forma de los anillos cervicales (conservados de manera fragmentaria) y las marcadas inserciones musculares del fémur son muy diferentes a las de otros anquilosaurios, sugiriendo que se trata de un nuevo taxón. Además, Novas (2009) menciona otros restos del Cretácico Superior de la Patagonia que podrían pertenecer a anquilosaurios. Se trata de una espina dérmica descrita por Huene (1929), hallada en estratos del Cretácico Superior de la provincia de Río Negro y que está actualmente en paradero desconocido, y un osteodermo carenado descubierto en la Formación Puerto Yerúa de la provincia Entre Ríos que es similar en forma a una de las placas dérmicas asignadas a Nodosauridae por Coria y Salgado (2001) (véase de Valais *et al.*, 2003).

En Nueva Zelanda, Molnar y Wiffen (1994) han descrito una costilla y dos vértebras caudales articuladas como pertenecientes a anquilosaurios. El material procede de niveles litorales de la Formación Tahora (Campanienses) de la isla Norte.

En Madagascar, dos dientes descubiertos en estratos de la Formación Maevarano (Maastrichtienses) al noroeste de la isla fueron asignados al estegosaurio *Stegosaurus madagascariensis* por Piveteau (1926). Según Maidment *et al.* (2008), estos dientes no son de estegosaurio y pertenecen probablemente a un anquilosaurio.

En la India, se ha mencionado el hallazgo de restos fósiles de anquilosaurios en varios yacimientos maastrichtienses, pero las evidencias conocidas son cuestionables. Matley (1923) definió el taxón *Lametasaurus indicus* a partir de restos postcraneales (sacro, iliones, tibia, osteodermos) descubiertos en estratos de la Formación Lameta cerca de Jubulpur, en el estado de Madhya Pradesh, situado en el



centro de la India. El material, cuyo paradero actual se desconoce, fue originalmente interpretado como terópodo, posteriormente como estegosaurio (Matley, 1923) y finalmente asignado a un anquilosaurio (Huene y Matley, 1933). Huene y Matley (1933) mencionaron (sin figurar) dos tipos adicionales de elementos dérmicos supuestamente de anquilosaurio hallados en el mismo yacimiento. Parte del material dérmico, incluido un osteodermo de gran tamaño (Matley, 1931), ha sido reinterpretado como perteneciente a un titanosaurio (Galton, 1981; Carrano *et al.*, 2010). El taxón *Lametasaurus indicus* es considerado una quimera por algunos autores, al estar basado supuestamente en restos de un terópodo abelisaurio y de un saurópodo titanosaurio (Chakravarti, 1935; Chatterjee y Rudra, 1996; Wilson *et al.*, 2003). Carrano y Sampson (2008) lo incluyen en su discusión sobre abelisaurios de la India como un posible sinónimo de *Indosaurus* y/o *Rajasaurus*. Para Novas *et al.* (2010), *Lametasaurus* es un *nomen dubium*. Chatterjee y Rudra (1996) se han hecho eco del hallazgo de nuevo material de anquilosaurio en la Formación Lameta del estado de Gujarat, al oeste de la India, consistente en vértebras aisladas, escapulocoracoides, fémur y varios osteodermos. No obstante, estos fósiles no han sido hasta ahora descritos en detalle.

La supervivencia de los estegosaurios en el Cretácico Tardío es objeto de debate. Yadagiri y Ayyasami (1979) definieron *Dravidosaurus blandfordi* a partir de un esqueleto parcial descubierto en el Coniaciense del estado de Tamil Nadu, al sur de la India. Chatterjee y Rudra (1996) concluyeron que los restos –que incluyen aparentemente huesos craneales y placas dérmicas– no presentan semejanzas con los estegosaurios, e identificaron algunos elementos como pertenecientes a plesiosaurios. *Dravidosaurus blandfordi* es generalmente considerado un *nomen dubium* (Maidment *et al.*, 2008). No obstante, Galton (2012) defiende que el material debe ser reexaminado porque un diente presenta una morfología de tipo estegosaurio. Yadagiri y Ayyasami (1979) también mencionaron el hallazgo de restos de estegosaurios en el Maastrichtiense del sur de la India, pero este material nunca ha sido descrito –Galton (2012) hace referencia a la fotografía de una placa dérmica publicada por Yadagiri y Ayyasami (1978)–. Por último, el supuesto estegosaurio *Brachypodosaurus gravis* está basado en un húmero aislado del Maastrichtiense de Madhya Pradesh (Chakra-

varti, 1934). Sin embargo, no se han podido confirmar las afinidades de este taxón (Galton, 1981; citado como Ankylosauria *nomen dubium* por Vickaryous *et al.*, 2004). Por último, Lamanna *et al.* (2004) han puesto de relieve la ausencia de material fósil incuestionable de tireóforos (y de ornitisquios en general) en el Cretácico Superior post-Cenomaniense de Indo-Pakistán.

## REGISTRO ICNOLÓGICO

### *Jurásico Inferior–Medio*

Las icnitas asignadas a tireóforos más antiguas provienen del Jurásico Inferior de Europa y consisten en rastri-lladas de cuadrúpedos del Hettangiense de Francia y Polonia (Gierliński, 1999; Le Loeuff *et al.*, 1999; Lockley y Meyer, 2000). En el Triásico final de Suecia se ha descrito una huella del pie aislada de un posible tireóforo (Milàn y Gierliński, 2004), aunque no se descarta que corresponda a un ornitisquio basal no tireóforo. Otras supuestas huellas de tireóforo provienen del Pliensbachiense de Italia (Avanzini *et al.*, 2001), y del Jurásico Medio de Dinamarca y Tayikistán (Milàn y Bromley, 2005; Li *et al.*, 2012). La afinidad de estas huellas (algunas de ellas asignadas a los icnogéneros *Moyenisauropus*, *Anomoepus* y *Ravatichnus*) es actualmente objeto de debate. Igualmente controvertidas son las icnitas de *Shenmuichnus* del límite Triásico/Jurásico de China, que han sido interpretadas por algunos autores como posibles huellas de tireóforos (Xing *et al.*, 2013).

Las huellas más antiguas relacionadas con estegosaurios asignadas al icnotaxón *Deltapodus* provienen del Aalenense de Inglaterra (Whyte y Romano, 2001). Según Romano y Whyte (2015), icnitas asignadas a *Charaichnos* en los mismos niveles podrían corresponder a estegosaurios nadadores. Recientemente, se ha mencionado la presencia de huellas comparables a las de *Deltapodus* en el Jurásico Inferior–Medio de China (Xing *et al.*, 2015).

En Gondwana, más concretamente en África, se conocen rastrilladas cuadrúpedas y bípedas, vinculadas a supuestos tireóforos en el Jurásico Inferior (Pliensbachiense) del Alto Atlas Central de Marruecos (Hadri *et al.*, 2007; Boutakiout *et al.*, 2014) (Fig. 2A). En el Jurásico Medio de Marruecos también se han descrito icnitas de tipo *Stegopodus* (Gierliński *et al.*, 2009), pero su atribución a estegosaurios plantea dudas (véase más abajo).

### Jurásico Superior

El registro icnológico del Jurásico Superior ha proporcionado posibles icnitas y rastrilladas asignadas a estegosaurios en Europa, América del Norte, Asia y África. Se han reconocido icnitas de *Deltapodus* en el Jurásico Superior de Portugal (Mateus *et al.*, 2011), España (Lockley *et al.*, 2008), Estados Unidos (Milàn y Chiappe, 2009) y Marruecos (Belvedere y Mietto, 2010). En España, el registro de *Deltapodus* se extiende hasta el límite Jurásico–Cretácico de Teruel (Cobos *et al.*, 2010) y el Cretácico basal de Soria (Pascual *et al.*, 2012). Las icnitas de Marruecos, que consisten en dos huellas del pie, son la primera y única evidencia de la presencia de *Deltapodus* en África y en los continentes de Gondwana (Belvedere y Mietto, 2010). El icnotaxón *Stegopodus* se definió en el Jurásico Superior de Norteamérica (Lockley y Hunt, 1998). *Stegopodus* se suele interpretar como perteneciente a un posible estegosaurio, aunque Senter (2010) ha puesto en duda esta asignación basándose en la morfología de las huellas de las manos tras compararlas con la configuración metacarpiana de los estegosaurios. La presencia de *Stegopodus* en el Jurásico Superior de Europa, concretamente en Asturias, es controvertida (Lockley *et al.*, 2008). Más dudas aún plantea la presencia de *Stegopodus* en el Jurásico Medio de Dinamarca y Marruecos (Gierliński *et al.*, 2009; Milàn, 2011).

En Sudamérica, se han descrito huellas de supuestos estegosaurios y otros tireóforos en el límite Jurásico–Cretácico de Tunasniyó en Bolivia (Apesteguía y Gallina, 2011). Estos autores identifican rastrilladas cuadrúpedas pertenecientes a posibles estegosaurios basales (icnotaxones A y B). No obstante, esta interpretación es problemática, ya que las impresiones de los pies son tetradáctilas, a diferencia de todos los estegosaurios conocidos, cuyo pie es funcionalmente tridáctilo (Galton y Upchurch, 2004).

Con la posible excepción de una huella de mano pentadáctila del Jurásico Superior de Estados Unidos (Hups *et al.*, 2008) y de varios rastros con impresiones de mano (pentadáctila) y pie (tetradáctila) del límite Jurásico–Cretácico de Bolivia (Apesteguía y Gallina, 2011), las icnitas relacionadas con anquilosaurios provienen de yacimientos cretácicos (McCrea *et al.*, 2001).

### Cretácico Inferior

Además de las icnitas del Cretácico basal de España (Pascual *et al.*, 2012), se han descrito rastros de *Deltapodus* en el Cretácico Inferior de China (Xing *et al.*, 2013). A diferencia de otras posibles huellas de estegosaurio asignadas a este icnotaxón, las icnitas de la Región Autónoma Uigur de Sinkiang en China conservan las impresiones de las manos bien conservadas, en particular las de los dígitos I y II.

Se conocen icnitas de anquilosaurios en una veintena de yacimientos cretácicos; algunos de estos afloramientos, localizados en América del Norte, Europa y, con reservas, Asia, son del Cretácico Inferior (McCrea *et al.*, 2001; Petti *et al.*, 2010). Se reconocen al menos dos icnotaxones relacionados con anquilosaurios en el Cretácico Inferior de Laurasia: *Metatetrapodus* en el Berriasiense de Alemania (Hornung y Reich, 2014) y *Tetrapodosaurus* en el Aptiense de Canadá (Carpenter, 1984). *Tetrapodosaurus* estaría también presente en yacimientos del Albiense–Cenomaniense de Canadá y Alaska (McCrea *et al.*, 2001; Gangloff *et al.*, 2004). *Qijiangpus* del Barremiense–Aptiense de China ha sido propuesto como un icnotaxón relacionado con un anquilosaurio con manos tetradáctilas y pies pentadáctilos (Xing *et al.*, 2007; véase discusión en Lockley *et al.*, 2013; Hornung y Reich, 2014). Las afinidades del icnotaxón *Macropodosaurus*, del Albiense–Cenomaniense de Tayikistán, son igualmente objeto de debate (McCrea *et al.*, 2001; Gierliński y Lockley, 2013).

En los continentes del hemisferio sur, huellas tireóforas cuadrúpedas del Valanginiense–Barremiense de la Broome Sandstone en Australia podrían corresponder a estegosaurios (Salisbury *et al.*, 2014). Otras icnitas de la misma región y edad, descritas en un principio como estegosaurianas, podrían haber sido producidas por anquilosaurios, ya que combinan huellas de pies tetradáctilas y manos pentadáctilas (cf. *Tetrapodosaurus* según McCrea *et al.*, 2011). Huene (1931) mencionó la posible presencia de huellas producidas por anquilosaurios en Brasil. Las rastrilladas, que podrían provenir de la Formación Piranhas (Novas, 2009; pre-Aptiense según Leonardi, 1984), conservan huellas pseudobípedas (Thulborn, 1990: fig. 6.41b). Mientras Thulborn (1990) aceptó la interpretación original de Huene, Haubold (1971) sugirió que el productor pudo ser un ceratopsio. También en Brasil, icnitas de *Caririchnium* de la Formación Antenor Navarro (Berriasiense–Hauteriviense) de Paraíba fueron asig-

nadas a un supuesto estegosaurio por Leonardi (1984, 1989), pero han sido reinterpretadas como huellas producidas por un ornitópodo cuadrúpedo (Lockley y Wright, 2001; Díaz-Martínez *et al.*, 2015).

Supuestas huellas de estegosaurios del Cretácico Inferior fueron citadas en Chile (Gregory *in* Galli y Dingman, 1962; Leonardi, 1994; Rubilar-Rogers *et al.*, 2008), pero las mismas no han sido adecuadamente descritas ni figuradas (Lockley y Hunt, 1998).

### **Cretácico Superior**

McCrea *et al.* (2001) mencionan varias localidades del Cretácico Superior con huellas de probables anquilosaurios en Asia, Norteamérica y Sudamérica. En Europa, las icnitas de *Apulosauripus* del Coniaciense-Santonense de Italia han sido reinterpretadas como de un posible anquilosaurio por Gierliński y Sabath (2008), en vez de hadrosaurias como se publicó originalmente (Nicosia *et al.*, 2000). No obstante, Petti *et al.* (2010) descartan a los anquilosaurios como posibles productores, ya que las impresiones de las manos son tridáctilas. Por su parte, Contessi (2013) asigna icnitas similares del Albiense de Túnez a cf. *Apulosauripus*, y las interpreta como pertenecientes a un ornitópodo basal (no hadrosaurio).

El icnotaxón *Ligabueichnium bolivianum* fue definido por Leonardi (1984) a partir de huellas descubiertas en la Formación Toro Toro (Campaniense según Meyer *et al.*, 2001) del Departamento de Potosí, en Bolivia. Para Leonardi (1984, 1994), las dos rastrilladas son cuadrúpedas (pero de apariencia bípeda debido a la superposición de las huellas), y las huellas de los pies son pentadáctilas (o quizás tetradáctilas). Leonardi (1994) sugirió que las icnitas podían ser las de un anquilosaurio de gran tamaño, aunque no descartó que el productor fuera un ceratopsio, por lo que su interpretación es problemática (Novas, 2009). Por otra parte, McCrea *et al.* (2001) y Meyer *et al.* (2001) han descrito media docena de rastrilladas de posibles anquilosaurios en el yacimiento Cal Orck'O, de la Formación El Molino (Maastrichtiense), cerca de Sucre (Bolivia). Como en el caso de Toro Toro, las icnitas corresponden a un animal de mediano tamaño (unos 6–7 m de longitud según Novas, 2009).

En la India, una pequeña huella del Maastrichtiense de Gujarat, considerada como una impresión de mano de sau-

rópodo (Mohabey, 1986), ha sido reinterpretada como una icnita del pie de tipo *Deltapodus* por Mateus *et al.* (2011). Esta misma icnita fue previamente comparada con una huella del pie ornitópoda (Thulborn, 1990), o incluso terópoda (Jain, 1989). Como se ha visto, *Deltapodus* es un icnotaxón cuyo rango estratigráfico conocido va del Jurásico Medio al Cretácico Inferior. La evidencia disponible actualmente no permite confirmar la presencia de estegosaurios en el Cretácico Superior de la India (véase más arriba).

### **DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES**

Formas basales de Thyreophora están presentes en Laurasia desde el Jurásico Inferior. La escasez o aparente ausencia de restos fósiles de tireóforos en el Liásico de Gondwana podría ser debido a un artefacto de muestreo (Irmis y Knoll, 2008). Recientes hallazgos en África, incluyendo icnitas de supuestos tireóforos en el Jurásico Inferior y Medio de Marruecos (véase Boutakiout *et al.*, 2014) y restos esqueléticos de un tireóforo basal en el Jurásico Medio de Níger (Ridgwell y Sereno, 2010), apoyan la hipótesis de que los tireóforos tuvieron una distribución temprana en los continentes del hemisferio sur.

El registro de tireóforos en Gondwana es considerablemente más fragmentario y menos diverso que el conocido en los continentes de Laurasia (Weishampel *et al.*, 2004). No obstante, ha proporcionado hallazgos notables, que consisten en restos esqueléticos y/o huellas, en Sudamérica, África, Madagascar, Australia, Nueva Zelanda y la Antártida (Tabs. 1–2). Hasta la fecha, se han definido dos estegosaurios en África: *Paranthodon africanus* en el Jurásico Superior de Sudáfrica (Broom, 1912) y *Kentrosaurus aethiopicus* en el Cretácico Inferior de Tanzania (Henning, 1915), y dos anquilosaurios: *Minmi paravertebra* en el Cretácico Inferior de Australia (Molnar, 1980) y *Antarctopelta oliveroi* en el Cretácico Superior de la Antártida (Salgado y Gasparini, 2006). En un trabajo reciente, Arbour y Currie (2015) consideran que los taxones *M. paravertebra* y *A. oliveroi* son *nomina dubia*. Asimismo, es relevante el hallazgo de restos esqueléticos de estegosaurios en el Cretácico Inferior de la Argentina (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013) y de anquilosaurios en el Cretácico Superior de la Argentina, Nueva Zelanda, y posiblemente Madagascar (véase Gasparini *et al.*, 1996; Novas, 2009; Maidment, 2010). El anquilosaurio argentino podría

TABLA 2. Registro icnológico fósil de dinosaurios tireóforos en Gondwana.

Iconotaxón	Unidad geológica	Edad	Procedencia	Referencias
Posibles icnitas de tireóforos [4] (rastrilladas cuadrúpedas)	Fm. Arganane	Pliensbachense	Marruecos	Boutakiout et al. (2014)
Posibles icnitas de tireóforos (rastrilladas bípedas)	Fm. Arhbalou	Pliensbachense	Marruecos	Hadri et al. (2007)
Supuestas icnitas de estegosaurios [5] (cf. <i>Stegopodus</i> isp.)*	Fm. indeterminada	Bathonense	Marruecos	Gierliński et al. (2009)
<i>Deltapodus</i> isp. [5]	Fm. Iouaridène	?Oxfordiense–Kimmeridgiense	Marruecos	Belvedere y Mietto (2009)
Posibles icnitas de tireóforos (varios morfotipos, incluyen rastrilladas de anquilosaurios) [6]	Fm. La Puerta	Límite Jurásico/Cretácico	Bolivia	Apesteguía y Gallina (2011)
Posibles huellas de estegosaurios [12]	Broome Sandstone	Valanginiense–Barremiense	Australia	Salisbury et al. (2014)
cf. <i>Tetrapodosaurus</i> isp.	Broome Sandstone	Valanginiense–Barremiense	Australia	McCrea et al. (2011)
Supuestas icnitas de anquilosaurios [13] (rastrilladas pseudobípedas)	Fm. Piranhas	Cretácico pre-Aptiense	Brasil	Novas (2009)
<i>Ligabueichnium bolivianum</i> [21] (rastrilladas cuadrúpedas de apariencia bípeda, anquilosaurios o ceratopsios?)*	Fm. Toro Toro	Campaniense (según Meyer et al., 2001)	Bolivia	Leonardi (1984, 1994)
Posibles icnitas de anquilosaurios [21] (rastrilladas cuadrúpedas)	Fm. El Molino	Maastrichtiense	Bolivia	McCrea et al. (2001); Meyer et al. (2001)

Los números entre corchetes hacen referencia a los mapas de la Figura 2. Se indica con un asterisco el material cuyas afinidades son controvertidas.  
Abreviatura: Fm., Formación.

representar un nuevo taxón (Arbour y Currie, 2015). Queda pendiente de confirmar la posible presencia de anquilosaurios y estegosaurios en el Cretácico Superior de la India.

Asimismo, se conocen interesantes evidencias icnológicas de tireóforos en África, Australia y Sudamérica: icnitas de un posible estegosaurio (*Deltapodus*) en Marruecos (Belvedere y Mietto, 2010); huellas vinculadas con varios tipos de tireóforos en el límite Jurásico–Cretácico de Bolivia, que incluirían uno de los registros icnológicos de huellas anquilosaurianas más antiguos (Apesteguía y Gallina, 2011); huellas relacionadas con anquilosaurios (cf. *Tetrapodosaurus* según McCrea et al., 2011), y posibles huellas de estegosaurios (Salisbury et al., 2014) en el Cretácico Inferior de Broome, en Australia. El único iconotaxón de tireóforo definido en Gondwana es *Ligabueichnium bolivianum*, del Cretácico Superior de Bolivia (Leonardi, 1984), a partir de huellas de un supuesto anquilosaurio de gran tamaño

(véase McCrea et al., 2001; Meyer et al., 2001).

Las relaciones filogenéticas y la interpretación paleobiogeográfica de los estegosaurios gondwánicos están por resolverse. *Kentrosaurus* fue interpretado como un estegosáurido derivado en estudios preliminares (Carpenter et al., 2001; Galton y Upchurch, 2004), pero en análisis recientes parece ocupar una posición más basal entre los Stegosauridae (Escaso et al., 2007; Maidment, 2010). Por su parte, *Paranthodon* parece estrechamente relacionado con *Tuojiangosaurus* de China, formando ambos un clado en politomía con Stegosauridae y Huayangosauridae dentro de Stegosauria (Maidment, 2010). No obstante, es preciso tener en cuenta que *Paranthodon* está basado en un fragmento craneal y que la resolución del resultado obtenido es baja. En cualquier caso, los datos actuales sugieren que los estegosaurios africanos no resultan de una radiación única. *Kentrosaurus* y *Paranthodon* posiblemente testimonian dos



dispersiones independientes desde los continentes de Laurasia hasta Gondwana vía África en algún momento del Jurásico Medio-Tardío.

Durante el Cretácico Temprano, la distribución de los estegosaurios parece haber estado restringida a áreas de latitud media (entre 30° y 50°) en ambos hemisferios (Patagonia y Sudáfrica en el hemisferio sur), lo que podría deberse a influencias climáticas o a posibles sesgos, ya sean de tipo tafonómico o de muestreo (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2013). Aunque se han descrito restos esqueléticos e icnitas de estegosaurios en el Cretácico Superior de la India, las evidencias aportadas no son concluyentes, por lo que la hipótesis de trabajo a contrastar es que la extinción del grupo a nivel mundial tuvo lugar a mediados del Cretácico (Maidment, 2010).

Los anquilosaurios gondwánicos eran formas de tamaño pequeño: *Minmi*, *Antarctopelta* y un taxón indeterminado de Patagonia probablemente no superaban los 3–4 m de longitud. Las relaciones filogenéticas de estos anquilosaurios están sin resolver y por ende su significado paleobiogeográfico es una cuestión abierta. *Minmi* ha sido interpretado en recientes análisis cladísticos como un miembro basal de Ankylosauria (Kirkland, 1998; Carpenter, 2001; Arbour y Currie, 2015) o un miembro basal de Ankylosauridae (Vickaryous *et al.*, 2004; Thompson *et al.*, 2012). Por su parte, *Antarctopelta* fue considerado originalmente un taxón con una mezcla de caracteres de Ankylosauridae y Nodosauridae (Salgado y Gasparini, 2006), antes de ser asignado a Nodosauridae. En el análisis de Thompson *et al.* (2012), *Antarctopelta* es el nodosáurido más basal, mientras que para Arbour y Currie (2015) se trata de un nodosáurido más evolucionado. Según estos últimos autores, la presencia de un escudo pélvico compuesto por osteodermos hexagonales fusionados sugiere que *Antarctopelta* presenta afinidades con nodosáuridos norteamericanos como *Stegopelta* y *Glyptodontopelta* ("Stegopeltinae" de Ford, 2000; véase Arbour y Currie, 2015). El anquilosaurio indeterminado de Patagonia podría estar relacionado con nodosáuridos derivados del Cretácico Superior de América del Norte (Arbour y Currie, 2015). En cualquier caso, las evidencias disponibles no apoyan una radiación única de anquilosaurios gondwánicos (Arbour y Currie, 2015). *Antarctopelta* y el anquilosaurio patagónico podrían ser los testigos de la disper-

sión de un linaje de nodosáuridos desde Norteamérica hasta el hemisferio sur durante el Cretácico Tardío, como ya plantearon Coria y Salgado (2001). Otros grupos de dinosaurios, como los hadrosaurios, apoyan la hipótesis de un intercambio faunístico entre América del Norte y del Sur durante el Cretácico Tardío (véase Coria, 2012 y referencias). Por su parte, *Minmi* podría representar un linaje independiente de anquilosaurios que se estableció en Australia antes de la separación entre Ankylosauridae y Nodosauridae (Arbour y Currie, 2015), lo que implicaría un episodio temprano de vicarianza en la historia evolutiva de los Ankylosauria. El clado Nodosauridae parece estar registrado en Gondwana, mientras que la presencia de Ankylosauridae es dudosa y queda supeditada a la interpretación filogenética que se haga de *Minmi* (Novas, 2009; Arbour y Currie, 2015).

## AGRADECIMIENTOS

Con este trabajo queremos rendir homenaje a la Dra. Zulma Gasparini, especialmente por su labor pionera, su inteligencia en el trabajo, sus sabios consejos, su trato amable, su saber estar, y también por su amistad. Lo que ha venido (y sigue) haciendo Zulma es un magnífico ejemplo para varias generaciones de paleontólogos de vertebrados. Le estamos muy agradecidos por haber podido compartir con ella tan buenos momentos y gratificantes experiencias. Nuestro agradecimiento va también dirigido al Dr. J. I. Canudo (Universidad de Zaragoza) y a un revisor anónimo por sus valiosos comentarios sobre el manuscrito, y a las Dras. M. Fernández y Y. Herrera por su ayuda editorial. El trabajo de X.P.S. e I.D.M. está subvencionado por el Ministerio de Economía y Competitividad de España (Secretaría de Estado de Investigación, Desarrollo e Innovación, proyecto CGL2013-47521-P), el Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER), y el Grupo de investigación IT834-13 del Gobierno Vasco/Eusko Jaurlaritza.

Nota: en este trabajo no se han tenido en cuenta las recientes publicaciones sobre tireóforos de R. Ulansky (que incluyen la descripción de varios nuevos taxones sin haber estudiado el material de primera mano), al considerar que suponen una mala praxis en Paleontología.

## REFERENCIAS

- Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Pais, D.F. y Salisbury, S.W. 2010. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. *Journal of Systematic Palaeontology* 8: 257–300.
- Apesteguía, S. y Gallina, P.A. 2011. *Tunasniyoj*, a dinosaur tracksite from the Jurassic Cretaceous boundary of Bolivia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 83: 267–277.
- Arbour, V.M. y Currie, P.J. 2013. *Euoplocephalus tutus* and the diversity of ankylosaurid dinosaurs in the Late Cretaceous of Alberta, Canada, and Montana, USA. *PLoS ONE* 8: e62421.
- Arbour, V.M. y Currie, P.J. 2015. Systematics, phylogeny and palaeobiogeography of the ankylosaurid dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology*. Doi: 10.1080/14772019.2015.1059985
- Avanzini, M., Leonardi, G., Tomasoni, R. y Campolongo, M. 2001. Enigmatic dinosaur trackways from the Lower Jurassic (Pliens-

- bachian) of the Sarca valley, Northeast Italy. *Ichnos* 8: 235–242.
- Averianov, A.O., Bakirov, A.A. y Martin, T. 2007. First definitive stegosaur from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan. *Paläontologische Zeitschrift* 81: 440–446.
- Bandyopadhyay, S. 1999. Gondwana vertebrate faunas. *PINSA* 65: 285–313.
- Barrett, P.M., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., Tumanova, T., Inglis, M., Pickering, D., Kool, L. y Kear, B. 2010. Ankylosaurian dinosaur remains from the Lower Cretaceous of southeastern Australia. *Alcheringa* 34: 205–217.
- Belvedere, M. y Mietto, P. 2010. First evidence of stegosaurian *Deltapodus* footprints in North Africa (Iouaridène Formation, Upper Jurassic, Morocco). *Palaeontology* 53: 233–240.
- Blows, W.T. y Honeysett, K. 2014. New teeth of nodosaurid ankylosaurs from the Lower Cretaceous of Southern England. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 835–841.
- Bonaparte, J.F. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 30: 73–130.
- Boutakiout, M., Masrour, M. y Pérez-Lorente, F. 2014. Icnitas tireóforas y terópodos en Ansous (Pliensbachienne, Alto Atlas Central, Marruecos). *Geogaceta* 55: 75–78.
- Broom, R. 1912. Observations on some specimens of South African fossil reptiles preserved in the British Museum. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 2: 19–25.
- Butler, R.J., Porro, L.B. y Heckert, A.B. 2006. A supposed heterodontosaurid tooth from the Rhaetian of Switzerland and a reassessment of the European Late Triassic record of Ornithischia (Dinosauria). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 2006: 613–633.
- Butler, R.J., Upchurch, P. y Norman, D.B. 2008. The phylogeny of the ornithischian dinosaurs. *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 1–40.
- Carpenter, K. 1984. Skeletal reconstruction and life restoration of *Sauropelta* (Ankylosauria: Nodosauridae) from the Cretaceous of North America. *Canadian Journal of Earth Sciences* 21: 1491–1498.
- Carpenter, K. 2001. Phylogenetic analysis of the Ankylosauria. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 455–483.
- Carpenter, K. 2012. Ankylosaurs. En: M.K. Brett-Surman, T.R. Holtz, y J.O. Farlow (Eds.), *The Complete Dinosaur*. Second edition. Indiana University Press, Bloomington, p. 505–525.
- Carpenter, K. y Kirkland, J.I. 1998. Review of Lower and Middle Cretaceous ankylosaurs from North America. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 14: 249–270.
- Carpenter, K., Miles, C.A. y Cloward, K. 2001. New primitive stegosaur from the Morrison Formation, Wyoming. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 55–75.
- Carpenter, K., Bartlett, J., Bird, J. y Barrick, R. 2008. Ankylosaurs from the Price River Quarries, Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), east-central Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 1089–1101.
- Carrano, M.T. y Sampson, S.D. 2008. The phylogeny of the Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 183–236.
- Carrano, M.T., Wilson, J.A. y Barrett, P.M. 2010. The history of dinosaur collecting in central India, 1828–1947. En: R.T.J. Moody, E. Buffetaut, D. Naish y D.M. Martill (Eds.), *Dinosaurs and Other Extinct Saurians: A Historical Perspective*. Special Publications of the Geological Society of London 343. Geological Society, Londres, p. 161–173.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Santisteban Bové, C. y Pereda-Suberbiola, X. 1999. Estegosaurios (Dinosauria) del Jurásico Superior–Cretácico Inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología* Número extraordinario Homenaje al Prof. J. Truysols: 57–63.
- Chakravarti, D.K. 1934. On a stegosaurian humerus from the Lameta Beds of Jubbulpore. *Quarterly Journal of the Geological, Mining and Metallurgical Society of India* 30: 75–79.
- Chakravarti, D.K. 1935. Is *Lametasaurus indicus* an armored dinosaur? *American Journal of Science* 230: 138–141.
- Chatterjee, S. y Rudra, D.K. 1996. KT events in India: impact, rifting, volcanism and dinosaur extinction. *Memoirs of the Queensland Museum* 39: 489–532.
- Cobos, A., Rojo-Torres, R., Luque, L., Alcalá, L. y Mampel, L. 2010. An Iberian stegosaurs paradise: The Villar del Arzobispo Formation (Tithonian–Berriasian) in Teruel (Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 293: 223–236.
- Contessi, M. 2013. A new dinosaur ichnofauna from Tunisia: Implications for the palaeobiogeography of peri-Adriatic carbonate platforms in the mid-Cretaceous. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 392: 302–311.
- Coombs, W.P. Jr. 1978. The families of the ornithischian dinosaur Order Ankylosauria. *Palaeontology* 21: 143–170.
- Coombs, W.P. Jr. y Maryańska, T. 1990. Ankylosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 456–483.
- Coria, R.A. 2012. South American hadrosaurids. The gentle geodispersal. En: P. Huerta-Hurtado, F. Torcida Fernández-Baldor y J.I. Canudo Sanagustín (Eds.), *Actas de las V Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*. Colectivo Arqueológico-Paleontológico de Salas, Salas de los Infantes, Burgos, p. 31–39.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 2001. South American ankylosaurs. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 159–168.
- D’Emic, M.D., Wilson, J.A. y Chatterjee, S. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 165–177.
- De Valais, S., Apesteguía, S. y Udrizur Sauthier, D. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yeraú (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 40: 507–502.
- Díaz-Martínez, I., Pereda-Suberbiola, X., Pérez-Lorente, F. y Canudo, J.I. 2015. Ichnotaxonomic review of large ornithomimid dinosaur tracks: Temporal and geographic implications. *PLoS ONE* 10: e0115477.
- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. y Barriga, F. 2007. New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften* 94: 367–374.
- Ford, T.L. 2000. A review of ankylosaur osteoderms from New Mexico and a preliminary review of ankylosaur armor. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 17: 157–176.
- Galli, C. y Dingman, R. 1962. *Cuadrángulos Pica, Alca, Matilla y Chacarrilla, con un estudio sobre recursos de agua subterránea, provincia de Tarapacá*. Carta Geológica de Chile 7–10: 123 p.
- Galton, P.M. 1981. *Craterosaurus pottonensis* Seeley, a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of England, and a review of Cretaceous stegosaurs. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 161: 28–46.

- Galton, P.M. 1982. The postcranial anatomy of stegosaurian dinosaur *Kentrosaurus* from the Upper Jurassic of Tanzania, East Africa. *Geologica et Palaeontologica* 15: 139–160.
- Galton, P.M. 1983. Armored dinosaurs (Ornithischia: Ankylosauria) from the Middle and Upper Jurassic of Europe. *Palaeontographica A* 182: 1–25.
- Galton, P.M. 1985. British plated dinosaurs (Ornithischia, Stegosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 5: 211–254.
- Galton, P.M. 1991. Postcranial remains of stegosaurian dinosaur *Dacentrurus armatus* from Upper Jurassic of France and Portugal. *Geologica et Palaeontologica* 25: 299–327.
- Galton, P.M. 2005. Bones of large dinosaurs (Prosauropoda and Stegosauria) from the Rhaetic Bone Bed (Upper Triassic) of Aust Cliff, southwest England. *Revue de Paléobiologie* 24: 51–74.
- Galton, P.M. 2012. Stegosaur. En: M.K. Brett-Surman, T.R. Holtz y J. Farlow (Eds.), *The Complete Dinosaur*. Second edition. Indiana University Press, Bloomington, p. 482–504.
- Galton, P.M. y Coombs, W.A., Jr. 1981. *Paranthodon africanus* (Broom), a stegosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of South Africa. *Geobios* 14: 299–309.
- Galton, P.M. y Upchurch, P. 2004. Stegosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley y Los Angeles, p. 343–362.
- Gangloff, R.A., May, K.C. y Storer, J.E. 2004. An early Late Cretaceous dinosaur tracksite in central Yukon territory, Canada. *Ichnos* 11: 299–309.
- García, G. y Pereda-Suberbiola, X. 2003. A new species of *Struthiosaurus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Upper Cretaceous of Villeveyrac (southern France). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 156–165.
- Gasparini, Z., Olivero, E., Scasso, R. y Rinaldi, C. 1987. Un anquilosaurio (Reptilia, Ornithischia) campionario en el continente antártico. *10º Congresso Brasileiro de Paleontologia* (Río de Janeiro), *Anales*: 131–141.
- Gasparini, Z., Pereda-Suberbiola, X. y Molnar, R. 1996. New data on the ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of the Antarctic Peninsula. *Memoirs of Queensland Museum* 39: 583–594.
- Gierliński, G. 1999. Tracks of a large thyreophoran dinosaur from the Early Jurassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 44: 231–234.
- Gierliński, G. y Lockley M.G. 2013. First report of probable therizinosaur (cf. *Macropodosaurus*) tracks from North America, with notes on the neglected vertebrate ichnofauna of the Ferron Sandstone. En: A.L. Titus y M.A. Loewen (Eds.), *At the Top of the Grand Staircase*. Indiana University Press, Bloomington, p. 530–535.
- Gierliński, G.D. y Sabbath, K. 2008. Stegosaurian footprints from the Morrison Formation of Utah and their implications for interpreting other ornithischian tracks. *Oryctos* 8: 29–46.
- Gierliński, G., Niedźwiedzki, G. y Nowacki, P. 2009. Small theropod and ornithopod footprints in the Late Jurassic of Poland. *Acta Geologica Polonica* 59: 221–234.
- Hadri, M., Pereda-Suberbiola, X., Boutakiout, M. y Pérez-Lorente, F. 2007. Icnitas de posibles dinosaurios tireóforos del Jurásico Inferior (Alto Atlas, Goulmina, Marruecos). *Revista Española de Paleontología* 22: 147–156.
- Han, F., Zheng, W., Hu, D., Xu, X. y Barrett, P.M. 2014. A new basal ankylosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of Liaoning Province, China. *PLoS ONE* 9: e104551.
- Haubold, H. 1971. Ichnia Amphibiorum et Reptiliorum fossilium. En: O. Kühn (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie, Teil 18*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, p. 1–124.
- Hennig, E. 1915. *Kentrosaurus aethiopicus*, der Stegosauride des Tendaguru. *Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde zu Berlin* 1915: 219–247.
- Hennig, E. 1925. *Kentrosaurus aethiopicus*, die Stegosaurier-funde von Tendaguru, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica, Supplement* 7: 103–254.
- Hornung, J.J. y Reich, M. 2014. *Metatetrapous valdensis* Nopcsa, 1923 and the presence of ankylosaur tracks (Dinosauria: Thyreophora) in the Berriasian (Early Cretaceous) of Northwestern Germany. *Ichnos* 21: 1–18.
- Huene, F. von 1929. Los Saurisquios y Ornithisquios de Cretácneo Argentino. *Anales del Museo de La Plata (serie 2)* 3: 1–196.
- Huene, F. von 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 66: 181–198.
- Huene, F. von y Matley, C.A. 1933. The Cretaceous Saurischia and Ornithischia of the central provinces of India. *Palaeontologia Indica* 21: 1–74.
- Hups, K., Lockley, M.G., Foster, J. y Gierliński, G. 2008. The first ankylosaur track from the Jurassic. *Journal of Vertebrate Paleontology, Supplement* 28, 3: 94A.
- Irmis, R.B. y Knoll, F. 2008. New ornithischian dinosaur material from the Lower Jurassic Lufeng Formation of China. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 247: 117–128.
- Jacobs, L.L., Winkler, D.A., Kaufulu, Z.M. y Downs, W.R. 1990. The Dinosaur beds of northern Malawi, Africa. *National Geographic Research* 6: 196–204.
- Jain, S.L. 1989. Recent dinosaur discoveries in India, including eggshells, nests and coprolites. En: D.D. Gillette y M.G. Lockley (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 99–108.
- Jia, C., Foster, C.A., Xu, X. y Clark, J.M. 2007. The first stegosaur (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Jurassic Shishugou Formation of Xinjiang, China. *Acta Geologica Sinica* 81: 351–356.
- Kirkland, J.I. 1998. A polacanthine ankylosaur (Ornithischia: Dinosauria) from the Early Cretaceous (Barremian) of eastern Utah. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 14: 271–281.
- Lamanna, M.C., Smith, J.B., Attia, Y.S. y Dodson, P. 2004. From dinosaurs to dyrosaurids (Crocodyliformes): Removal of the post-Cenomanian (Late Cretaceous) record of Ornithischia from Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 764–768.
- Leahey, L.G. y Salisbury, S.W. 2013. First evidence of ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora) from the mid-Cretaceous (late Albian–Cenomanian) Winton Formation of Queensland, Australia. *Alcheringa* 37: 249–257.
- Le Loeuff, J., Lockley, M., Meyer, C. y Petit, J.P. 1999. Discovery of a thyreophoran trackway in the Hettangian of central France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 328: 215–219.
- Le Loeuff, J., Lang, E., Cavin, L. y Buffetaut, E. 2012. Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaur sites from the Continental Intercalaire and other African formations. *Journal of Stratigraphy* 36: 486–502.
- Leonardi, G. 1984. Le impronte fossili di dinosauri. En: J.F. Bonaparte, E.H. Colbert, P.J. Currie, A. de Ricqlès, Z. Kielan-Jaworowska, G. Leonardi, N. Morello y P. Taquet (Eds.), *Sulle Orme dei Dinosauri*. Erizzo, Venecia, p. 163–186.
- Leonardi, G. 1989. Inventory and Statistics of the South American Dinosaurian Ichnofauna and its Paleobiological Interpretation. En: D.D. Gillette, y M.G. Lockley (Eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*.

- Cambridge University Press, Cambridge, p. 165–178.
- Leonardi, G. 1994. *Annotated Atlas of South America tetrapod footprints (Devonian to Holocene)*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais, Brasília, 248 p.
- Li, K., Liu, J., Yang, C. y Hu, F. 2011. Dinosaur assemblages from the Middle Jurassic Shaximiao Formation and Chuanjie Formation in the Sichuan-Yunnan Basin, China. *Volumina Jurassica* 9: 21–42.
- Li, J., Lockley, M.G., Zhang, Y., Hu, S., Matsukawa M. y Bai, Z. 2012. An important ornithischian tracksite in the Early Jurassic of the Shenmu Region, Shaanxi, China. *Acta Geologica Sinica* 86: 1–10.
- Lockley, M.G. y Hunt, A.P. 1998. A probable stegosaur track from the Morrison Formation of Utah. *Modern Geology* 23: 331–342.
- Lockley, M.G. y Meyer, C.A. 2000. *Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of Europe*. Columbia University Press, New York, 323 p.
- Lockley, M.G. y Wright, J.L. 2001. Trackways of large quadrupedal ornithopods from the Cretaceous: a review. En: D.H. Tanke y K. Carpenter (Eds.), *Mesozoic Vertebrate Life*. Indiana University Press, Bloomington, p. 428–442.
- Lockley, M.G., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. y Avanzini, M. 2008. A review of vertebrate track assemblages from the Late Jurassic of Asturias, Spain with comparative notes on coeval ichnofaunas from the western USA: implications for faunal diversity in siliciclastic facies assemblages. *Oryctos* 8: 53–70.
- Lockley, M.G., Li, J., Li, R., Matsukawa, M., Harris, J.D. y Xing, L. 2013. A review of the tetrapod track record in China, with special reference to type ichnospecies: implications for ichnotaxonomy and paleobiology. *Acta Geologica Sinica* 87: 1–20.
- Maidment, S.C.R. 2010. Stegosauria: a historical review of the body fossil record and phylogenetic relationships. *Swiss Journal of Geosciences* 103: 199–210.
- Maidment, S.C.R. y Barrett, P.M. 2014. Osteological correlates for quadrupedality in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 53–70.
- Maidment, S.C.R. y Wei, G. 2006. A review of Late Jurassic stegosaurs from the People's Republic of China. *Geological Magazine* 143: 621–634.
- Maidment, S.C.R., Norman, D.B., Barrett, P.M. y Upchurch, P. 2008. Systematics and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 367–407.
- Maier, G. 2003. *African Dinosaurs Unearthed. The Tendaguru Expeditions*. Indiana University Press, Bloomington, 380 p.
- Mallison, H. 2011. The real lectotype of *Kentrosaurus aethiopicus* Hennig 1915. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 259: 197–206.
- Mateus, O., Maidment, S.C.R. y Christiansen, N.A. 2009. A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society London B* 276: 1815–1821.
- Mateus, O., Milàn, J., Romano, M. y Whyte, M.A. 2011. New finds of stegosaur tracks from the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 651–658.
- Matley, A. 1923. Note on an armoured dinosaur from the Lameta Beds of Jabulpore. *Records of the Geological Survey of India* 55: 105–109.
- Matley, C.A. 1931. Recent discoveries of dinosaurs in India. *Geological Magazine* 68: 274–282.
- McCrea, R., Lockley, M.G. y Meyer, C.A. 2001. Global distribution of purported ankylosaur track occurrences. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 413–453.
- McCrea, R.T., Lockley, M.G., Haines, P.W. y Draper, N. 2011. *Palaeontology Survey of the Broome Sandstone - Browse LNG Precinct Report*. Government of Western Australia, Department of State Development, Perth, 120 p.
- Meyer, C.A., Hippler, D. y Lockley, M.G. 2001. The Late Cretaceous vertebrate ichnofacies of Bolivia – facts and implications. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 7: 133–138.
- Milàn, J. 2011. New theropod, thyreophoran, and small sauropod tracks from the Middle Jurassic Bagå Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 59: 51–59.
- Milàn, J. y Bromley, R.G. 2005. Dinosaur footprints from the Middle Jurassic Bagå Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 52: 7–15.
- Milàn, J. y Chiappe, L.M. 2009. First American record of the Jurassic ichnospecies *Deltapodus brodricki* and a review of the fossil record of stegosaurian footprints. *Journal of Geology* 117: 343–348.
- Milàn, J. y Gierliński, G. 2004. A probable thyreophoran (Dinosauria, Ornithischia) footprint from the Upper Triassic of southern Sweden. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 51: 71–75.
- Mohabey, D.M. 1986. Note on dinosaur foot print from Kheda District, Gujarat. *Journal of the Geological Society of India* 27: 456–459.
- Molnar, R.E. 1980. An ankylosaur (Ornithischia) from the Lower Cretaceous of southern Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 20: 77–87.
- Molnar, R.E. 1996. Preliminary report of a new ankylosaur from the Early Cretaceous of Queensland, Australia. *Memoirs of the Queensland Museum* 39: 653–668.
- Molnar, R.E. 2001. Armor of the small ankylosaur *Minmi*. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 341–362.
- Molnar, R.E. y Clifford, H.T. 2000. Gut contents of a small ankylosaur. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 194–196.
- Molnar, R.E. y Frey, E. 1987. The paravertebral elements of the Australian ankylosaur *Minmi* (Reptilia: Ornithischia, Cretaceous). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 175: 19–37.
- Molnar, R.E. y Wiffen, J. 1994. A Late Cretaceous polar dinosaur fauna from New Zealand. *Cretaceous Research* 15: 689–706.
- Nath, T.T., Yadagiri, P. y Moitra, A.K. 2002. First record of armoured dinosaur from the Lower Jurassic Kota Formation, Prahita-Godivari Valley, Andhra Pradesh. *Journal of the Geological Society of India* 59: 575–577.
- Nicosia, U., Marino, M., Mariotti, N., Muraro, C., Panigutti, S., Petti, F.M. y Sacchi, E. 2000. The Late Cretaceous dinosaur tracksite near Altamura (Bari, southern Italy). *Geologica Romana* 35 (1999): 237–247.
- Nopcsa, F. 1915. Die Dinosaurier der siebenburgischen Landesteile Ungarns. *Mittheilungen aus dem Jahrbuch der Ungarischen geologischen Reichsanstalt* 23: 1–26.
- Norman, D.B., Witmer, L.M. y Weishampel, D.B. 2004. Basal Thyreophora. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, p. 335–342.
- Norman, D.B., Butler, R.J. y Maidment, S.C.R. 2007. Reconsidering the status and affinities of the ornithischian dinosaur *Tatisaurus oehleri* Simmons, 1965. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 865–874.
- Novas, F.E. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Bloomington, 452 p.
- Novas, F.E., Chatterjee, S., Rudra, D.K. y Datta, P.M. 2010. *Rahiolisaurus gujaratensis*, n. gen. n. sp., a new abelisaurid theropod



- from the Late Cretaceous of India. En: S. Bandyopadhyay (Ed.), *New Aspects of Mesozoic Biodiversity, Lecture Notes in Earth Sciences* 132. Springer-Verlag, Berlín, p. 45–62.
- Olivero, E.B. 2012. Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica. *Cretaceous Research* 34: 348–366.
- Olivero, E., Gasparini, Z., Rinaldi, C. y Scasso, R. 1991. First record of dinosaurs in Antarctica (Upper Cretaceous, James Ross Island): paleogeographic implications. En: M.R.A. Thompson, J.A. Crame y J.W. Thompson (Eds.), *Geological Evolution of Antarctica*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 617–622.
- Ősi, A. 2005. *Hungarosaurus tormai*, a new ankylosaur (Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 370–383.
- Ősi, A. y Makádi, L. 2009. New remains of *Hungarosaurus tormai* (Ankylosauria, Dinosauria) from the Upper Cretaceous of Hungary: skeletal reconstruction and body mass estimation. *Palaeontologische Zeitschrift* 83: 227–245.
- Ősi, A., Codrea, V., Prondvai, E. y Csiki-Sava, Z. 2014. New ankylosaurian material from the Upper Cretaceous of Transylvania. *Annales de Paléontologie* 100: 257–271.
- Owen, R. 1861. On the Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. Part 5. *Palaeontographical Society Monographs* 12: 31–39.
- Pascual, C., Canudo, J.I., Hernández, N., Barco, J.L. y Castanera, D. 2012. First record of stegosaur dinosaur tracks in the Lower Cretaceous (Berriasian) of Europe (Oncala group, Soria, Spain). *Geodiversitas* 34: 297–312.
- Pereda-Suberbiola, X. 1993. *Hylaesaurus*, *Polacanthus*, and the systematics and stratigraphy of Wealden armoured dinosaurs. *Geological Magazine* 130: 767–781.
- Pereda-Suberbiola, X. y Barrett, P.M. 1999. A systematic review of ankylosaurian dinosaurian remains from the Albian–Cenomanian of England. *Special Papers in Palaeontology* 60: 177–208.
- Pereda-Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P.M. y Sanz, J.L. 2005. Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyszewskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 235: 175–196.
- Pereda-Suberbiola, X., Galton, P.M., Mallison, H. y Novas, F. 2013. A plated dinosaur (Ornithischia, Stegosauria) from the Early Cretaceous of Argentina, South America: an evaluation. *Alcheringa* 37: 65–78.
- Petti, F.M., Porchetti, S.D.O., Sacchi, E. y Nicosia, U. 2010. A new purported ankylosaur trackway in the Lower Cretaceous (lower Aptian) shallow-marine carbonate deposits of Puglia, southern Italy. *Cretaceous Research* 31: 546–552.
- Piveteau, J. 1926. Contribution à l'étude des formations lagunaires du Nord-Ouest de Madagascar. *Bulletin de la Société géologique de France* 26: 33–38.
- Prasad, G.V.R. y Manhas, B.K. 2007. A new docodont mammal from the Jurassic Kota Formation of India. *Palaeontologia Electronica* 10: 7A.
- Rauhut, O.W.M. y López-Arbarello, A. 2009. Considerations on the age of the Tiouarén Formation (Iullemeden Basin, Niger, Africa): Implications for Gondwanan Mesozoic terrestrial vertebrate faunas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 271: 259–267.
- Redelstorff, R., Sander, P.M. y Galton, P.M. 2014. Unique bone histology in partial large bone shafts from Upper Triassic of Aust Cliff, England: An early independent experiment in gigantism. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 607–615.
- Ricqlès, A. de, Pereda-Suberbiola, X., Gasparini, Z. y Olivero, E. 2001. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of Antarctica. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 7: 171–174.
- Ridgwell, N. y Sereno, P.C. 2010. A basal thyreophoran (Dinosauria, Ornithischia) from the Tiouraren Formation of Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, Supplement: 150A–151A.
- Romano, M. y Whyte M.A. 2015. Could stegosaurs swim? Suggestive evidence from the Middle Jurassic tracksite of the Cleveland Basin, Yorkshire, UK. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*. Doi:10.1144/pygs2015-35.
- Rubilar-Rogers, D., Moreno, K., Blanco, N. y Calvo, J. 2008. Theropod dinosaur trackways from the Lower Cretaceous of the Chacabilla Formation, Chile. *Revista Geológica de Chile* 35: 175–184.
- Salgado, L. y Gasparini, Z. 2006. Reappraisal of an ankylosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of James Ross Island (Antarctica). *Geodiversitas* 28: 119–135.
- Salisbury, S., Romilio, A., Herne, M., Tucker, R. y Nair, J. 2014. The Early Cretaceous dinosaurian ichnofauna of the Broome Sandstone from the Walmadany area (James Price Point) of the Dampier Peninsula, Western Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34, Supplement 1: 219.
- Senter, P. 2010. Evidence for a sauropod-like metacarpal configuration in stegosaurian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 55: 427–432.
- Sereno, P.C. 1986. Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research* 2: 234–256.
- Sereno, P.C. 1998. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 210: 41–83.
- Thompson, R.S., Parish, J.C., Maidment, S.C.R. y Barrett, P.M. 2012. Phylogeny of the ankylosaurian dinosaurs (Ornithischia: Thyreophora). *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 301–312.
- Thulborn, T. 1990. *Dinosaurs Tracks*. Chapman and Hall, London, 409 p.
- Vickaryous, M.K., Russell, A.P. y Currie, P.J. 2001. The cranial ornamentation of ankylosaurs (Ornithischia: Thyreophora): reappraisal of developmental hypothesis. En: K. Carpenter (Ed.), *The Armored Dinosaurs*. Indiana University Press, Bloomington, p. 318–340.
- Vickaryous, M.K., Maryńska, T. y Weishampel D.B. 2004. Ankylosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson, y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, p. 363–392.
- Vidal, D., Ortega, F. y Sanz, J.L. 2014. Titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Lo Hueco (Spain) and their implications on the armor of Laurasian titanosaurs. *PLoS ONE* 9: e102488.
- Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R.A., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Sahni, A., Goman, E.M.P. y Noto, C.R. 2004. Dinosaur distribution. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. Second edition. University of California Press, Berkeley, p. 517–606.
- Whyte, M.A. y Romano, M. 2001. Probable stegosaurian dinosaur tracks from the Saltwick Formation (Middle Jurassic) of Yorkshire, England. *Proceedings of the Geologists' Association* 112: 45–54.
- Wilson, J.A. y Mohabey, D.M. 2006. A Titanosauriform (Dinosauria: Sauropoda) axis from the Lameta Formation (Upper Cretaceous: Maastrichtian) of Nand, Central India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 471–479.
- Wilson, J.A., Sereno, P.C., Srivastava, S., Bhatt, D.K., Khosla, A. y Sahni, A. 2003. A new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous, Maastrichtian) of India. *Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan* 31: 1–42.

- Xing, L., Wang, F., Pan, S. y Chen, W. 2007. The discovery of dinosaur footprints from the Middle Cretaceous Jiaguan Formation of Qijiang County, Chongqing City. *Acta Geologica Sinica* 81: 1591–1602.
- Xing, L., Lockley, M.G., McCrea, R.T., Gierliński, G.D., Buckley, L.G., Zhang, J., Qi, L. y Jia, C. 2013. First record of *Deltapodus* tracks from the Early Cretaceous of China. *Cretaceous Research* 42: 5–65.
- Xing, L., Lockley, M.G., Tang, Y., Klein, H., Zhang, J., Scott Persons IV, W., Dai, H. y Ye, Y. 2015. Theropod and Ornithischian footprints from the Middle Jurassic Yanan Formation of Zizhou County, Shaanxi, China. *Ichnos* 22: 1–11.
- Yadagiri, P. y Ayyasami, K. 1978. New dinosaurian remains. *Geological Survey of India News* 9: 4.
- Yadagiri, P. y Ayyasami, K. 1979. A new stegosaurian dinosaur from Upper Cretaceous sediments of south India. *Journal of the Geological Society of India* 20: 521–530.
- Yang, J.-T., You H.-L., Li D.-Q. y Kong D.-L. 2013. First discovery of polacanthine ankylosaur in Asia. *Vertebrata Palasiatica* 51: 265–277.
- NOTA: Mientras este trabajo estaba en prensa, se ha publicado una revisión del material craneal de *Minmi* sp. del Cretácico Inferior de Australia. Dicho material se asigna a un nuevo género y especie (*Kunbarrasaurus ieversi*), por lo que el registro australiano contaría con dos géneros diferentes de anquilosaurio.
- Leahey, L.G., Molnar, R.E., Carpenter, K., Witmer, L.M. y Salisbury, S.W. 2015. Cranial osteology of the ankylosaurian dinosaur formerly known as *Minmi* sp. (Ornithischia: Thyreophora) from the Lower Cretaceous Allaru Mudstone of Richmond, Queensland, Australia. *PeerJ* 3: e1475. Doi: 10.7717/peerj.1475.

**Recibido:** 21 de julio 2015

**Aceptado:** 26 de agosto de 2015

# GUÍA PARA EL ESTUDIO DE LA NEUROANATOMÍA DE DINOSAURIOS SAURISCHIA, CON ÉNFASIS EN FORMAS SUDAMERICANAS

ARIANA PAULINA CARABAJAL

CONICET - Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA), Quintral 1250, R8400FJH San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.  
[a.paulinacarabajal@conicet.gov.ar](mailto:a.paulinacarabajal@conicet.gov.ar)

**Resumen.** La neuroanatomía de los dinosaurios en general es poco conocida. El neurocráneo es una estructura compleja cuyo estudio se ha incrementado en los últimos años debido, en parte, al uso de tomografías computadas. Más aún, estudios recientes han indicado la relevancia filogenética que presentan los caracteres neurocraneanos. El propósito del presente estudio es la caracterización de la morfología general del neurocráneo de dinosaurios Saurischia, con énfasis en las formas sudamericanas, con el fin de incentivar nuevos estudios que permitan incrementar el conocimiento de este sector del cráneo en los dinosaurios.

**Palabras clave.** Neuroanatomía. Neurocráneo. Endocráneo. Theropoda. Sauropoda.

**Abstract.** GUIDE TO THE STUDY OF SAURISCHIAN DINOSAURS NEUROANATOMY, WITH EMPHASIS ON SOUTH AMERICAN FORMS. The neuroanatomy of dinosaurs in general is poorly understood. The braincase is a complex structure, and its study has been increased in the past years, due in part to the use of CT scans. Moreover, recent studies have indicated the phylogenetic relevance of the braincase characters. The goal of this study is to characterize the general braincase morphology of saurischian dinosaurs, with emphasis on South American forms, in order to stimulate new studies that will allow increasing the knowledge of this region of the skull among dinosaurs.

**Key words.** Neuroanatomy. Braincase. Endocranial cavity. Theropoda. Sauropoda.

LOS DINOSAURIOS hallados en la Argentina son referentes primordiales en las faunas de tetrápodos continentales del Gondwana, debido a la cantidad y diversidad registrada, (*e.g.*, Gasparini *et al.*, 2007; Novas, 2009). A nivel mundial numerosos estudios anatómicos, taxonómicos y filogenéticos de dinosaurios se han llevado a cabo, considerando tanto restos craneanos como postcraneanos según la disponibilidad de material. Sin embargo, la mayor parte de la información craneana utilizada proviene del sector rostral y mandibular del cráneo, sesgando el neurocráneo o caja craneana (Fig. 1). A pesar de que la cantidad de estudios es cada vez mayor, se desconoce la morfología neurocraneana en la mayoría de las especies y solo un bajo porcentaje (6–10%) de caracteres de esta parte del cráneo son utilizados en las filogenias de dinosaurios (Paulina Carabajal, 2009). Recientemente, los caracteres neurocraneanos de los Theropoda fueron testeados en análisis filogenéticos, indicando que

no solo el neurocráneo no es tan conservador como se creía, sino que los caracteres neurocraneanos tienen un gran potencial tanto en taxonomía como en filogenia (Rauhut, 2007; Paulina Carabajal, 2009).

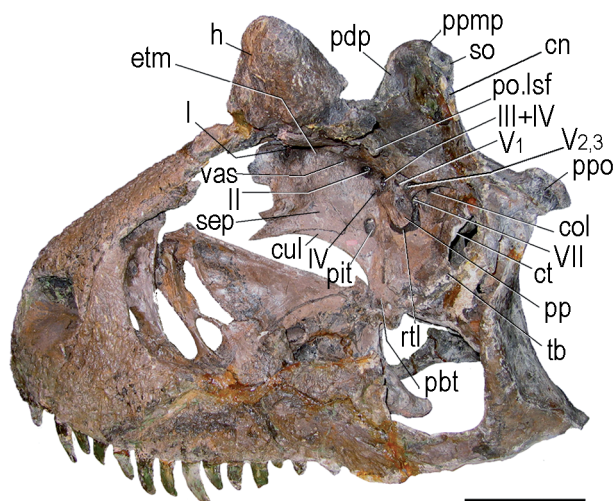
El neurocráneo es una estructura compleja formada por huesos pares e impares, perforados por nervios, vasos sanguíneos y divertículos neumáticos (Currie, 1997). Estos nervios y vasos craneanos pasan a través de forámenes y canales cuya distribución topográfica en el neurocráneo es constante entre los reptiles (*e.g.*, Romer, 1975; Breazile, 1979; Kardong, 1999) por lo que la mayoría de los forámenes nerviosos pueden ser fácilmente identificados en los fósiles. Más aún, cuando las suturas entre los elementos óseos del neurocráneo no son visibles por fusión, los forámenes nerviosos que los atraviesan sirven para identificarlos y viceversa (Currie, 1997).

En términos morfofuncionales, en el neurocráneo se ve

reflejada la interacción de varios sistemas vitales (e.g., muscular, nervioso, respiratorio) que cumplen roles específicos en un espacio óseo limitado al que “moldean” (Holliday y Witmer, 2004). Sin embargo, este sector del cráneo puede ser tomado como una unidad morfológica en términos descriptivos. Se trata de una estructura compleja y a la vez delicada, lo cual presenta ciertos impedimentos para su estudio. Algunos sectores del neurocráneo permanecen preservados en el registro fósil solo excepcionalmente, ya sea por su extrema fragilidad (e.g., proceso cultriforme), o porque no osifican totalmente durante la ontogenia permaneciendo cartilaginosos (e.g., septo interorbitario, elementos etmoidales) (Currie, 1997). A esto se suma que, en cráneos articulados, el neurocráneo se encuentra parcial o completamente cubierto por otros elementos craneanos. En años recientes, el uso de la Tomografía Computada ha aumentado significativamente el conocimiento de esta parte del cráneo de los dinosaurios, permitiendo la reconstrucción digital de la cavidad endocraneana (herramienta utilizada en estudios de paleoneurología que comenzaron a fines de la década del noventa [e.g., Rogers, 1998; Knoll *et al.*, 1999]) y la “extracción” virtual del neurocráneo en cráneos articulados (e.g., Paulina Carabajal *et al.*, 2015).

El propósito del presente estudio es la caracterización de la morfología general del neurocráneo de dinosaurios Saurischia, particularmente terópodos basales y saurópodos, con énfasis en las formas sudamericanas. Se espera que esta revisión de la neuroanatomía sea de utilidad para aquellos investigadores que pretendan incursionar e incrementar el conocimiento de esta parte del cráneo en los dinosaurios.

**Abreviaturas institucionales.** **AMNH**, American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos; **BMNH**, Natural History Museum, London, Reino Unido; **FMNH-PR**, Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos; **GMNH**, Gunma Museum of Natural History, Gunma, Japón; **ICM**, Indianapolis Museum, Indianapolis, Estados Unidos; **IGM (=GIN, =PJC)**, Geological Institute of the Mongolian Academy of Sciences, Ulaan Baatar, Mongolia; **IVPP**, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing, China; **LACM**, Los Angeles County Museum, California, Estados Unidos; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MAU**, Museo “Argentino Urquiza”, Rincón de los Sauces, Neuquén,



**Figura 1.** Cráneo del terópodo abelisáurido *Carnotaurus sastrei* (MACN-CH 894) en vista lateral izquierda, mostrando la ubicación del neurocráneo y sus principales estructuras. (Modificada de Paulina Carabajal, 2011a). Escala= 10 cm.

Argentina; **MB.R**, Collection of fossil Reptilia, Museum für Naturkunde, Berlín, Alemania; **MCF**, Museo “Carmen Funes”, Plaza Huincul, Neuquén, Argentina; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina; **MGPIFD-GR**, Museo de Geología y Paleontología, General Roca, Río Negro, Argentina; **MMCH**, Museo “Ernesto Bachmann”, Villa El Chocón, Argentina; **MML**, Museo Municipal de Lamarque, Lamarque, Argentina; **MNH**, Muséum National d’Histoire Naturelle, París, Francia; **MOR**, Museum of the Rockies, Bozeman, Estados Unidos; **MPCA**, Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, Argentina; **MUCPV**, Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina; **MUCPV-CH**, Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Villa el Chocón, Neuquén, Argentina; **MWC**, Museum of Western Colorado, Grand Junction, Estados Unidos; **NSMPV**, National Science Museum, Division of Vertebrate Paleontology, Tokyo, Japón; **OMNH**, Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Estados Unidos; **PVL**, Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina; **PVSJ**, Museo de la Universidad Nacional de San Juan, San Juan, Argentina; **PULR**, Paleontología, Universidad de La Rioja, La Rioja, Argentina; **ROM**, Royal Ontario Museum, Toronto, Canadá; **SGM**, Ministère de L’Energie et des Mines, Rabat, Marruecos; **RSM**, Royal Saskatchewan Museum, Eastend, Canadá; **TMP**, Royal Tyrrell Museum of Palaeon-



tology, Drumheller, Canadá; **SMNS**, Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemania; **UALVP**, University of Alberta Paleo- vertebrate Laboratory, Edmonton, Canadá; **USNM**, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, Estados Unidos; **UUVP**, University of Utah, Salt Lake City, Estados Unidos; **YPM**, Peabody Museum, New Haven, Estados Unidos; **ZLJT**, Lufeng World Dinosaur Valley Park, Yunnan, China.

**Abreviaturas anatómicas.** **app**, ala posterolateral del parietal; **bar**, barra sagital; **bas?**, arteria basilar; **bo**, basioccipital; **b.olf**, bulbo olfatorio/impresión del bulbo olfatorio; **bov**, bóveda orbitaria; **bsf**, basiesfenoides; **cer**, impresión del hemisferio cerebral; **ci**, arteria carótida interna; **cif**, *crista interfenestralis*; **cn**, cresta nugal; **co**, cóndilo occipital; **col**, receso columelar; **c.po**, contacto con el postorbital; **cr.ant**, *crista antótica*; **cr.pro**, *crista proótica*; **ct**, *crista tuberalis*; **cul**, proceso cultriforme; **ds**, *dorsum sellae*; **ed**, expansión dorsal (en relación al seno venoso longitudinal dorsal); **eme**, eminencia medular; **endo**, cavidad endocraneana; **eo**, exoccipital; **esf**, esfenetmoides?; **etm**, elementos etmoidales osificados (esfenetmoides+mesetmoides); **etm.i**, impresión sobre el frontal del contacto con los elementos etmoidales; **eve**, eminencia vestibular; **f**, frontal; **floc**, receso flocular; **fm**, foramen magno; **fme**, fosa medular; **fo**, fenestra ovalis; **fpf**, fenestra o abertura parietal (=frontoparietal); **fpp**, fenestra posparietal; **fst**, fosa supratemporal; **fst**, fosa supratemporal; **h**, cuerno del frontal; **inf**, infundibulum; **l**, lagrimal; **lag**, lagena; **lsf**, lateroesfenoides; **met**, foramen metótico (salida nervios craneanos IX–XI); **(met)**, foramen metótico interno; **nas**, proceso nasal del frontal; **op**, opistótico; **orb**, margen orbitario; **osf**, orbitoesfenoides; **p**, parietal; **pbt**, proceso basipterigoideo; **pdp**, proceso dorsal del parietal; **pit**, fosa pituitaria; **pit.ve**, elemento vascular asociado a la pituitaria; **pmp**, proceso posteromedial del parietal; **po**, postorbital; **po.f**, proceso postorbital del frontal; **po.lsf**, proceso postorbital del lateroesfenoides; **pp**, *preotic pendant*; **ppmp**, proceso posteromedial del parietal; **ppo**, proceso paraoccipital; **prf**, pre- frontal; **pro**, proótico; **psf**, paraesfenoides; **rbsf**, receso basiesfenoidal; **rbt**, receso basipterigoideo; **rct**, receso timpánico caudal; **rtl**, receso timpánico lateral; **rsc**, receso subcondilar; **rss**, receso subselar; **rvop**, rama ventral del opistótico; **sag**, cresta sagital; **sep**, septo interorbitario calcificado; **sin**, septo internasal (mesetmoides?); **so**, supra-

occipital; **sur**, surco; **tb**, tubérculo basal; **tr.olf**, impresión del tracto olfatorio; **vas**, elemento de vascularización; **vcm**, vena cerebral medial; **vcmc**, vena cerebral medial caudal; **vcmr**, vena cerebral medial rostral; **vd**, vena dorsal (=dorsal head vein); **voc**, vena orbitocerebral; **I–XII**, nervios craneanos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

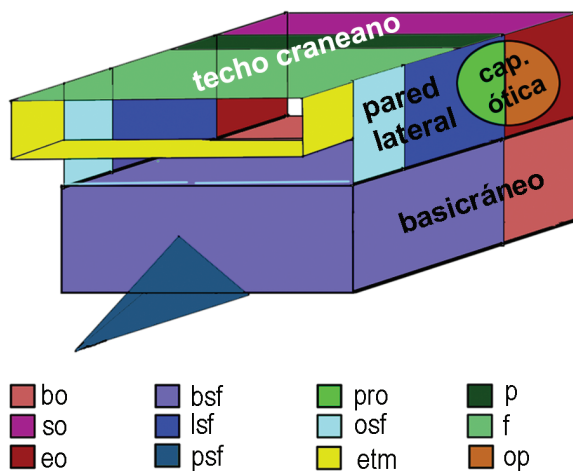
Las descripciones, reconstrucciones y comparaciones de neurocráneos en este estudio están basadas en más de 70 especímenes que representan 47 especies de dinosaurios Saurischia estudiados (ver Anexo 1, listado de materiales), como también en neurocráneos descritos o ilustrados en la literatura específica (ver lista de referencias).

**Nomenclatura.** En la bibliografía específica de dinosaurios existen tanto sinonimias como homonimias entre algunos de los términos que definen determinadas estructuras del neurocráneo, las cuales son mencionadas en el texto entre paréntesis (ver Anexo 2, listado de sinónimos y referencias bibliográficas). Debido a que en individuos adultos las suturas se pierden por fusión, el criterio adoptado en este trabajo es utilizar el término que hace referencia a la morfología de una estructura y no al elemento óseo que la compone (e.g., "*crista preótica*" o "*preotic pendant*" -en Inglés- en lugar de "*crista proótica*" o "ala basiesfenoidal/basiesfenoidalis"; "proceso cultriforme" en lugar de proceso o rostro "paraesfenoidal", etc.). Se evita la utilización de términos que corresponden a estructuras en estadios de desarrollo embrionario (e.g., "condrocráneo", "fenestra metótica" y "fenestra hipofiseal") y de aquellos términos de la anatomía mamaliana aplicados en la descripción de reptiles (e.g., "aliesfenoides", "fenestra rotunda", "receso estapedial", "cóclea"). Se adopta en muchos casos la terminología utilizada en la *Nomina Anatomica Avium* (Baumel y Witmer, 1993). Para los recesos neumáticos, se sigue la terminología propuesta por Witmer (1997) y Dufeu (2011), y para los forámenes vasculares la terminología propuesta por Sampson y Witmer (2007), Witmer *et al.* (2008) y Witmer y Ridgely (2009).

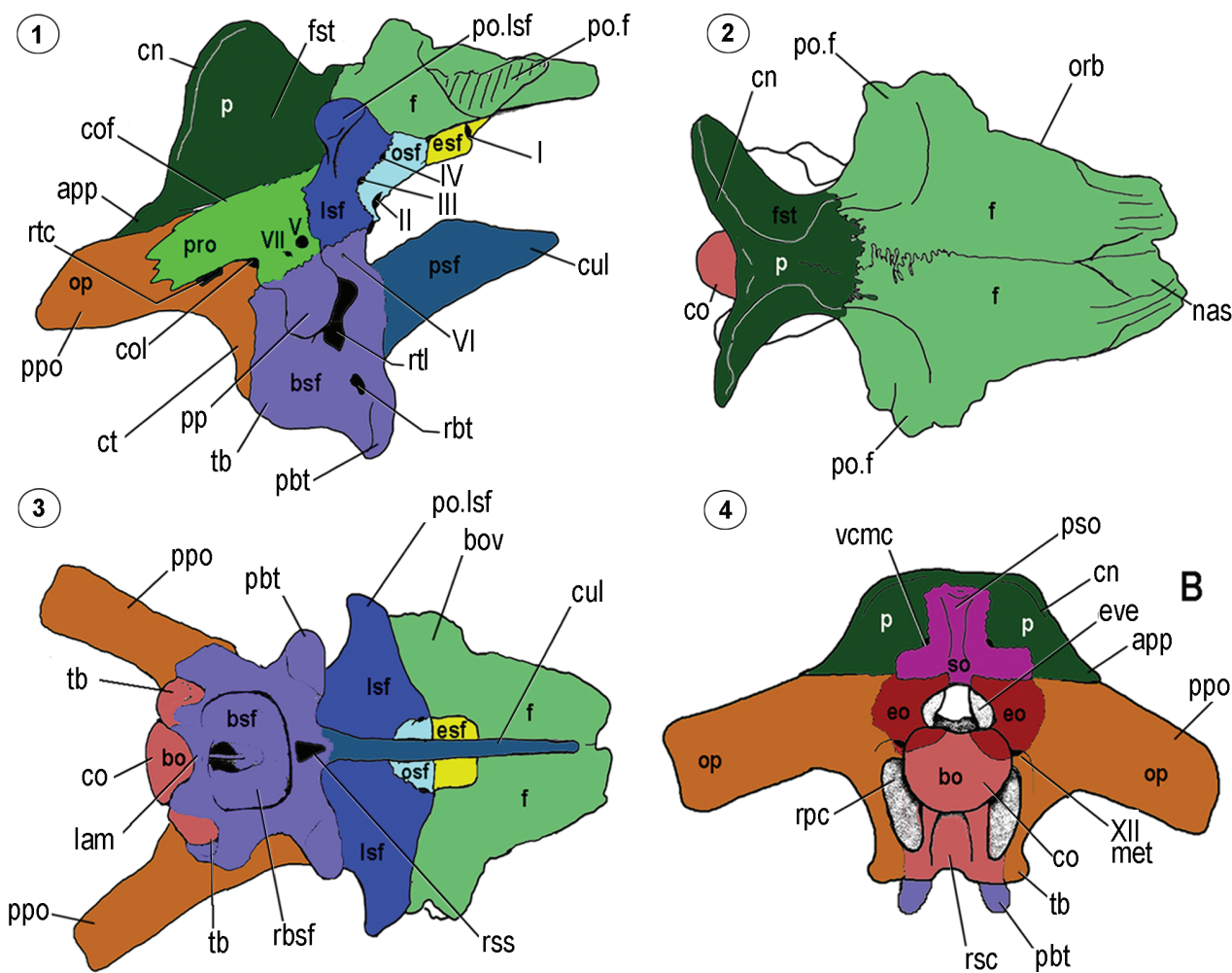
## NEUROCRÁNEO GENERAL

En este trabajo se entiende al neurocráneo como la estructura que comprende todos los elementos óseos que rodean y protegen el encéfalo y órganos de los sentidos

independientemente de su origen embrionario (Paulina Carabajal, 2009). Se trata de una caja ósea que consta de paredes laterales, pared posterior (=occiput, tabla occipital), piso (=basicráneo) y techo (=techo craneano) (Fig. 2). Los elementos que componen el neurocráneo se desarrollan a partir de diversos centros de osificación, los cuales son principalmente de origen endocondral, si bien los elementos que forman el techo craneano y el proceso cultriforme, son de origen dérmico (Goodrich, 1958; Gavrillov, 1959; Romer, 1970, 1975; de Beer, 1971; Currie, 1997; Kardong, 1999). Ciertos elementos óseos del neurocráneo co-osifican tempranamente durante la ontogenia (Currie, 1997), conformando los denominados complejos exoccipital-opistótico (=otoccipital), basiesfenoides-paraesfenoides (=parabasiesfenoides), supraoccipital-epiótico y proótico-epiótico y



**Figura 2.** Esquema del neurocráneo mostrando los elementos del techo craneano, paredes laterales y el basicráneo.



**Figura 3.** Neurocráneo hipotético de Theropoda basal. 1, vista lateral derecha; 2, vista dorsal; 3, vista ventral; 4, vista posterior.

el complejo etmoidal (mesetmoides y esfenetmoides; Ali *et al.*, 2008) (=presfenoides en estudios sobre ornitisquios). La cápsula ótica está formada por la fusión de los elementos opistótico-proótico-epiótico, estando este último fusionado al supraoccipital. En estos complejos óseos no se observan suturas aun en individuos juveniles, con muy raras excepciones como por ejemplo el contacto exoccipital-opistótico en el prosaurópodo *Adeopapposaurus* sp. (PVSJ 610; Martínez, 2009) o el contacto proótico-epiótico visible en los endocráneos del abelisaurio *Aucasaurus garridoi* (MCF-PVPH

236; Paulina Carabajal, 2011b) y el tiranosáurido *Daspletosaurus* sp. (TMP 2001.36.01). En etapas ontogenéticas avanzadas, la totalidad de los elementos neurocraneos suelen fusionarse de forma casi completa (Currie, 1997), de manera que en el neurocráneo de un individuo adulto prácticamente no se observan suturas, excepto entre el techo y las paredes laterales del neurocráneo, y en algunos casos entre el basioccipital y el exoccipital en el cóndilo o entre el proótico y el opistótico en la cara anterior del proceso paraoccipital.

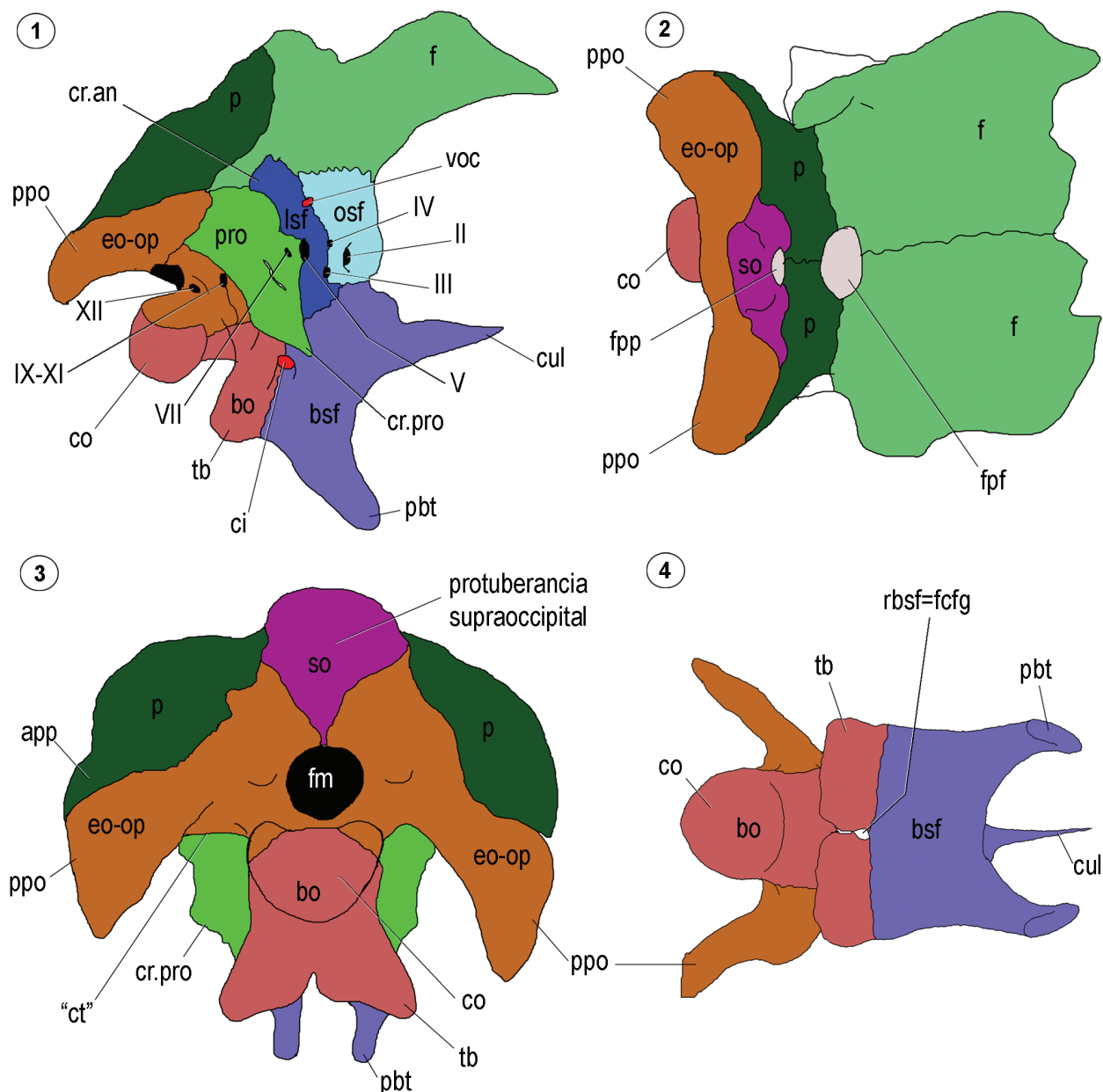
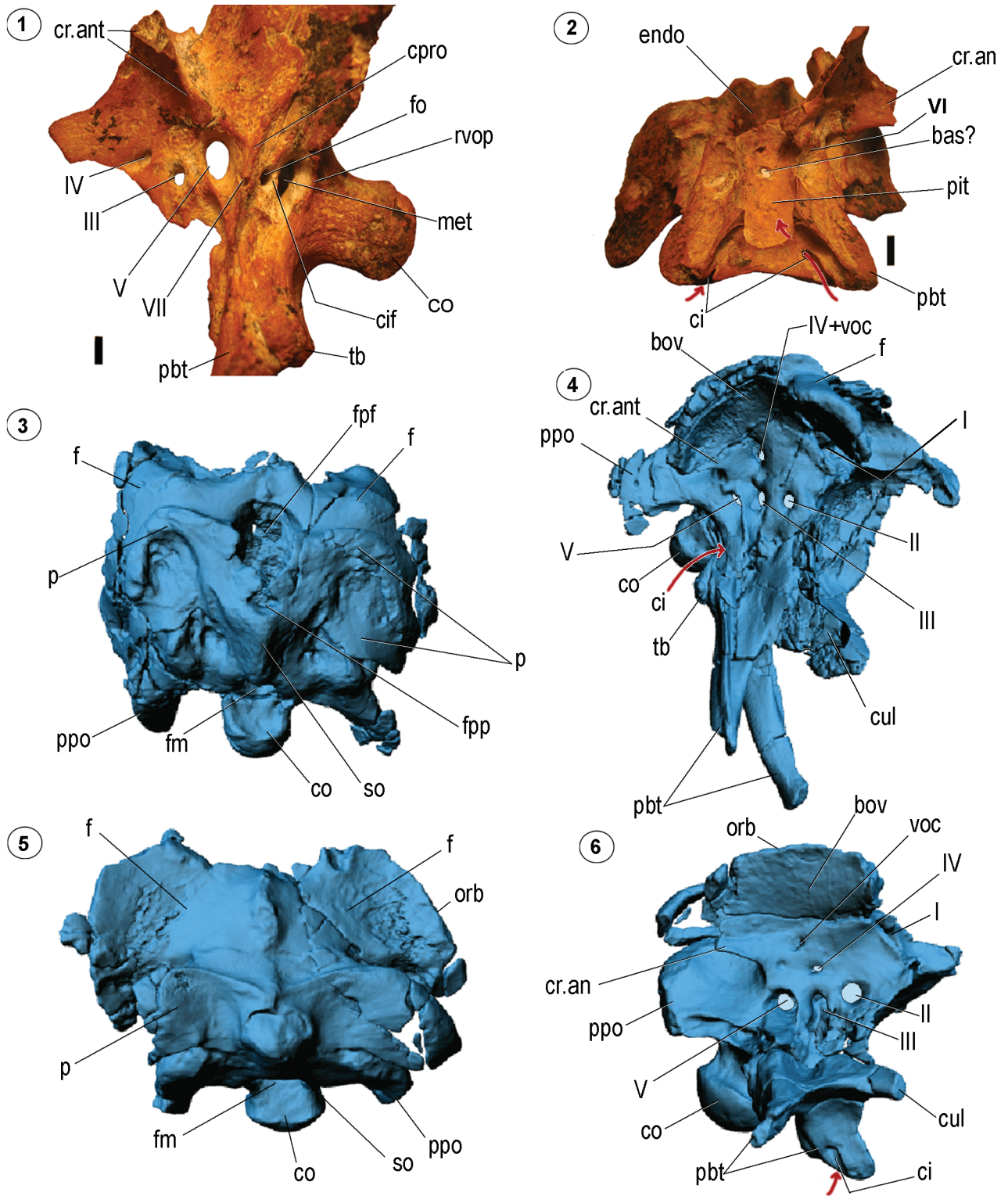


Figura 4. Neurocráneo hipotético de Sauropoda (no Titanosauria). 1, vista lateral derecha; 2, vista dorsal; 3, vista posterior; 4, vista ventral.



**Figura 5.** Neurocráneos de Sauropoda Titanosauria y Dicreosauridae. 1–2, titanosaurio MML-194; 3–4, *Amargasaurus*; 5–6, *Antarctosaurus*. 1, vista lateral; 2, vista anteroventral; 3, 5, vista dorsal; 4, 6, vista lateroventral. Imágenes 3–6 son reconstrucciones digitales. Las flechas rojas indican el paso de la arteria carótida interna. Escala= 10 mm.



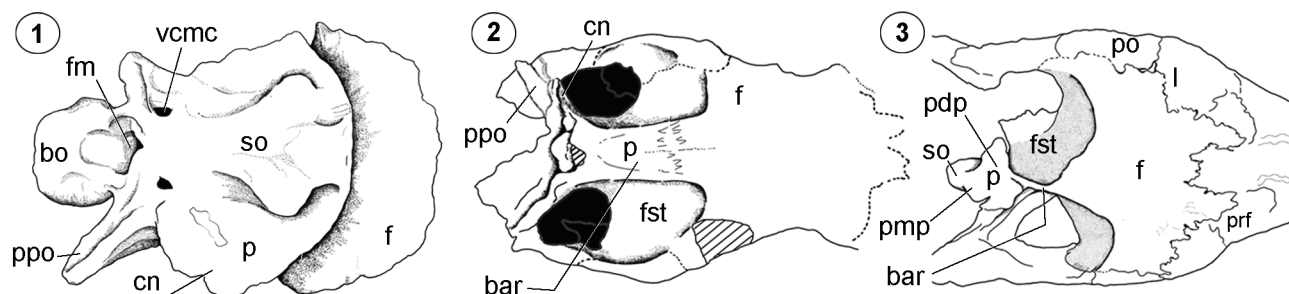


Figura 6. Techo craneano de Theropoda en vista dorsal. 1, *Giganotosaurus* (MUCPV-CH 1); 2, *Herrerasaurus* (PVSJ 407); 3, *Abelisaurus* (MPCA 11.098). Sin escala.

### Elementos del neurocráneo y sus estructuras

Los elementos óseos que conforman el neurocráneo en todos los saurisquios son los mismos, si bien hay variación en las características de las estructuras que estos componen. Neurocráneos hipotéticos de Theropoda y Sauropoda se observan en la Figuras 3 y 4.

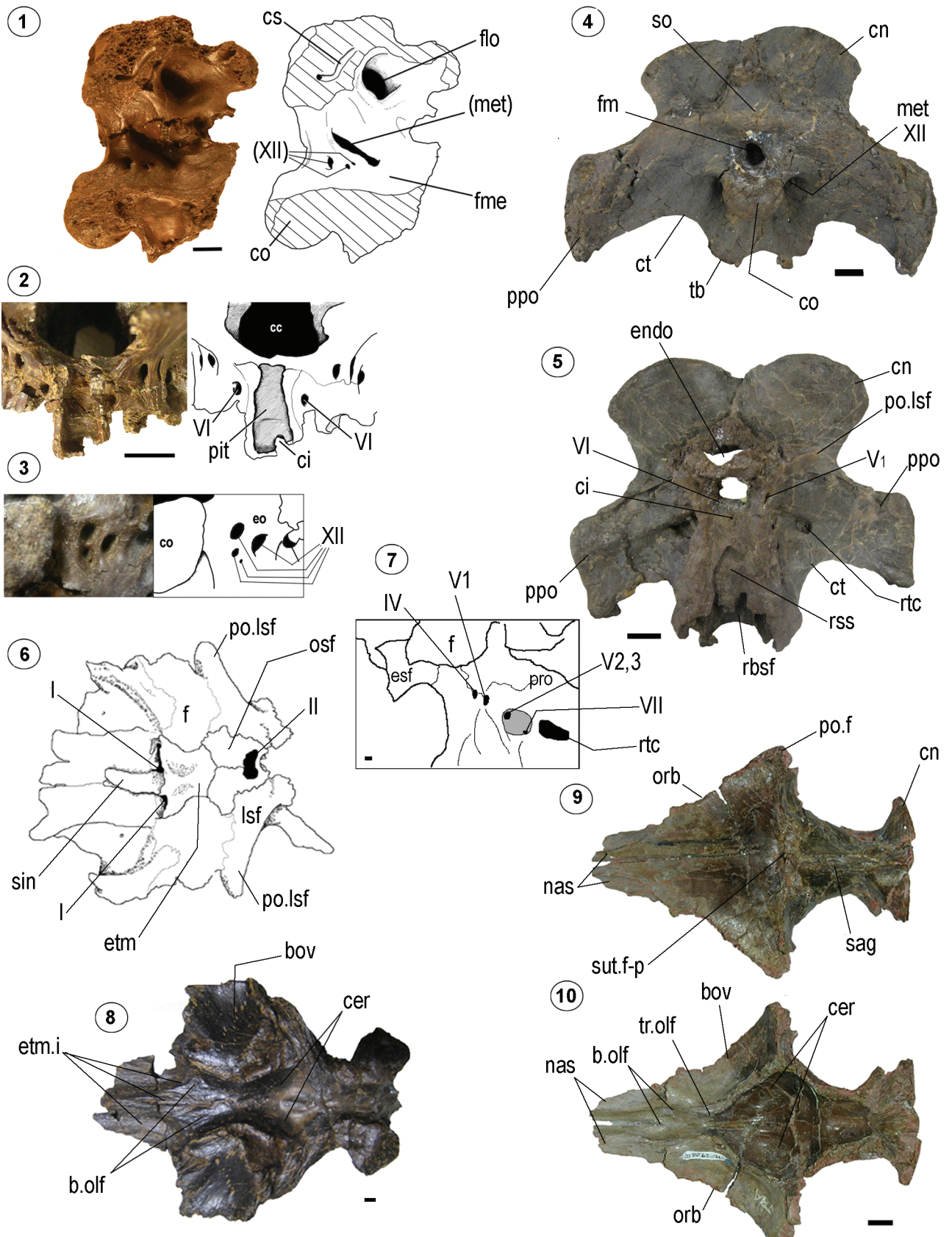
**Parietal.** Los parietales techan el sector posterior de la cavidad endocraneana (Figs. 2, 3.2, 4.2) y suelen fusionarse entre sí durante estadios ontogenéticos tempranos. En individuos adultos generalmente no se reconoce la sutura interparietal (Currie, 1997) por lo que la presencia de suturas claras entre los parietales en individuos subadultos o adultos (e.g., *Piveteausaurus divensis*; Taquet y Welles, 1977) podría tener algún significado taxonómico (e.g., Rauhut, 2003; Paulina Carabajal, 2009), si bien algunas menciones en la literatura corresponden a fracturas mediales (F. Knoll, *com. pers.*). Los parietales están excavados dorsalmente por ambas fosas supratemporales, cuyos márgenes mediales pueden estar ampliamente separados (e.g., saurópodos; Figs. 4.2, 5.3, 5.5) o cercanos a la línea media formando una barra sagital (e.g., terópodos basales; Fig. 6) o una verdadera cresta sagital si confluyen sobre la línea media (e.g., algunos coelurosaurios). En la mayoría de los terópodos no avianos, el parietal no conforma una cresta sagital, excepto en tiranosáuridos y troodontidos (Currie y Zhao, 1993b), siendo la presencia de esta cresta una condición derivada

dentro de los Theropoda (Fig. 7.9).

Posteriormente, los parietales constituyen la cresta nucal (=transversal crest, transversal parietal crest), una estructura laminar y perpendicular al eje anteroposterior del neurocráneo, que se desarrolla en el sector posterior del techo craneano. En vista dorsal la cresta puede ser transversal o en forma de "V", estando más desarrollada en terópodos que en saurópodos (Fig. 3.1). El borde dorsal de la cresta nucal ofrece posteriormente una amplia superficie de inserción para los músculos del cuello (e.g., *m. splenius-capitis*, *m. transversospinalis capitis* también con inserción sobre el supraoccipital) que permiten movimientos de dorsiflexión del cráneo (Harris, 2006; Snively y Russell, 2007) (Fig. 7.4). El ala posterolateral del parietal (=parietal alae, parietal spur) es una delgada proyección laterodistal de la cresta nucal, que se apoya sobre la base del proceso paraoccipital (Fig. 7.4).

**Frontal.** Los frontales son elementos importantes en tamaño en el techo craneano y pueden estar fusionados o no entre sí, reconociéndose en la mayoría de los casos la sutura interfrontal sobre la línea media. Contactan posteriormente con los parietales, lateralmente con el postorbital y el lagrimal, anteriormente con los nasales, anterolateralmente con los prefrontales y ventralmente con el lateroesfenoides, el orbitoesfenoides y el esfenetmoides (Figs. 2–4). La sutura frontoparietal puede ser transversal (e.g., mayoría

Figura 7. Neurocráneos de terópodos Coelurosauria. 1–3, 9–10, *Troodon*; 1, TMP 1.14.89, vista medial; 2–3, TMP 86.36.457, vista anterior; 9–10, TMP 79.08.01, techo craneano en vistas dorsal y ventral. 4–5, 7–8, *Tyrannosaurus*. 4–5, LACM 150167 en vistas posterior y anterior; 7, detalle sector anterior del neurocráneo en vista lateral izquierda (modificada de Brochu, 2003: fig. 28); 8, TMP 81.09.01, techo craneano en vista ventral. 6, *Daspletosaurus*, TMP 2001.36.01, sector anterior del neurocráneo en vista ventral. Escala= 10 mm.



de los saurópodos) o en forma de V (e.g., *Tyrannosaurus*) y a su vez puede ser lineal (e.g., *Troodon*, Fig. 7.9), o interdigitada (e.g., *Allosaurus*, UUV 5961; *Herrerasaurus*; Fig. 6.2), o estar engrosada por deposición de hueso (Currie y Zhao, 1993a). Anteriormente, los frontales desarrollan sendos procesos nasales, que en el cráneo articulado son cubiertos por los nasales (Fig. 3.2). Los frontales pueden estar afectados posteriormente por las fosas supratemporales en mayor o menor grado (e.g., terópodos; Fig. 6) o incluso estar excluidos de su formación (e.g., mayoría de los saurópodos, Figs. 4.2, 5.3, 5.5, y prosaurópodos, Fig. 8.2). El proceso postorbital del frontal se desarrolla lateralmente y puede estar fuertemente proyectado desde el margen lateral del frontal (e.g., terópodos como *Troodon*; Fig. 7.9) o prácticamente no diferenciarse del borde lateral del frontal en vista dorsal (e.g., terópodos como *Allosaurus*; saurópodos). La cercanía entre el postorbital y el lagrimal determina el grado de participación del frontal en el margen orbitario, que puede ser amplia (e.g., algunos terópodos; saurópodos), estar restringida (e.g., terópodos como *Sinraptor*, tiranosáuridos) o ausente, quedando el frontal totalmente excluido del margen orbitario (e.g., carcarodontosáuridos, Coria y Currie, 2002a; abelisaurios, Bonaparte *et al.*, 1990) (Fig. 6.3). El conjunto de características tales como la forma, largo relativo, el grado de participación en la formación del margen dorsal de la órbita y la fosa supratemporal, forma del proceso postorbital y ornamentación, puede utilizarse para determinar a nivel taxonómico de género, e incluso de especie, a algunos dinosaurios (e.g., Currie, 1987; Cau *et al.*, 2012; Paulina Carabajal y Coria, 2015).

**Supraoccipital.** El supraoccipital contacta anterodorsalmente con el parietal y lateroventralmente con los exoccipitales, formando el sector posterior de la pared del neurocráneo (Figs. 3.4, 4.3). En la mayoría de los dinosaurios saurisquios se dispone dorsalmente al foramen magno, en forma vertical (en un ángulo de 90° con respecto al basicráneo), si bien en algunos taxones se inclina anteroventralmente (e.g., *Sinraptor*, carcarodontosáuridos, algunos coelurosaurios). La participación del supraoccipital en el margen dorsal del foramen magno varía, pudiendo ser reducida o ausente, debido al acercamiento de los exoccipitales hacia la línea media (e.g., *Syntarsus* sp.; Raath, 1977; Tykoski, 1998). La protuberancia supraoccipital (=supraoccipital knob) es una

estructura generalmente longitudinal que varía en forma y tamaño relativos con respecto al cuerpo del supraoccipital en los distintos taxones (Figs. 3.4, 4.3). En los terópodos puede ser una protuberancia redondeada o una cresta, mientras que en saurópodos suele ser una estructura redondeada (Fig. 5.3). Esta ofrece una superficie de inserción para el *m. transversospinalis capitis* que participa de los movimientos de dorsiflexión de la cabeza (Snively y Russell, 2007). En ambos lados del supraoccipital, delimitado entre este y el parietal, abre el foramen para la vena cerebral medial caudal (=capitis dorsalis en trabajos previos a la publicación de Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 3.4) que comunica internamente con el sector más posterodorsal de la cavidad endocraneana correspondiente al seno venoso dorsal longitudinal (Sedlmayr, 2002; Witmer *et al.*, 2008).

**Complejo exoccipital-opistótico** (=otoccipital). Mientras que el exoccipital forma la pared posterior del neurocráneo (=occiput), delimitando lateralmente el foramen magno y formando parte laterodorsalmente del cóndilo occipital, el opistótico forma el sector más posterior de la pared lateral del neurocráneo formando parte de la cápsula ótica y el proceso paraoccipital. En la mayoría de los dinosaurios, el cuerpo del cóndilo occipital está compuesto principalmente por el basioccipital mientras que el grado de participación de los exoccipitales puede variar, si bien en general no supera el tercio de la superficie total del cóndilo (Figs. 3.4, 4.3), pudiendo estar excluidos de la formación del cóndilo como en el terópodo *Syntarsus* sp. (Raath, 1977). Lateralmente al cuello del cóndilo occipital, en la superficie del exoccipital abren el o los forámenes para las ramas del Nervio Craneano (NC) XII, mientras que la salida de las ramas de los NC IX-XI (foramen metótico, si es una única abertura) está delimitada entre el exoccipital y la rama ventral del opistótico).

Los procesos paraoccipitales (=proc. occipitalis lateralis) son proyecciones conspicuas, generalmente en forma de espada, que divergen posterolateralmente desde la pared occipital del neurocráneo (Figs. 3-4). El opistótico puede ser el componente principal del cuerpo del proceso, como se observa en el prosaurópodo juvenil *Adeopapposaurus* (PVSJ 568, PVSJ 610) donde la sutura entre el exoccipital y el opistótico es visible (Fig. 8.1). En los terópodos, la cara posteroventral de los procesos paraoccipitales ofrece una superficie de inserción para los *mm. semispinalis capitis, epistropheno*



*capitis lateralis*, *epistropheno capitis medialis* y *rectus capitis lateralis*, los que permiten los movimientos de flexión dorsal, lateral y ventrolateral de la cabeza respectivamente (Snively y Russell, 2007). En los prosaurópodos y la mayoría de los saurópodos, la superficie de inserción para los músculos mencionados en los procesos paraoccipitales es relativamente menor (obs. pers.) y algunos de estos músculos se insertan además en el sector posterior del parietal (Harris, 2006). Los procesos paraoccipitales más profundos se observan en los terópodos de mayores dimensiones como los tiranosáuridos (e.g., *Tyrannosaurus*, LACM 150167, Fig. 7.4; RSM 2523.8), mientras que en la mayoría de los tetanuros basales (Rauhut, 2003), saurópodos y prosaurópodos, la altura del proceso no supera en dos veces la altura del foramen magno (Figs. 8.1, 9.1). La rama ventral del opistótico forma la *crista tuberalis* (= *metotic strut* en inglés, *opisthotic buttress*, *crista metotica*), una cresta que se proyecta ventralmente desde la base del proceso paraoccipital hasta alcanzar, generalmente, el extremo distal de los tubérculos basales. En la mayoría de los terópodos la *crista tuberalis* está muy desarrollada, separando las caras lateral y posterior del neurocráneo de manera que el receso columelar (o la *fenestra ovalis* dependiendo del taxón) queda restringido a la cara lateral, mientras que el foramen metótico queda expuesto en la cara occipital. En los saurópodos, la *crista tuberalis* está poco expandida lateralmente y tanto la *fenestra ovalis* como la *fenestra metótica* se observan claramente en vista lateral del neurocráneo.

El opistótico contacta anteriormente con la rama posterior del proótico sobre la cara lateral del neurocráneo, delimitando con este la abertura correspondiente a la *fenestra ovalis* (si se observa lateralmente como en el caso de los saurópodos y algunos terópodos) o al receso columelar (= *external otic recess*, *recessus stapedialis*) cuando la *fenestra ovalis* se localiza más internamente y no se observa directamente en vista lateral, como en la mayoría de los terópodos (Fig. 3.1). Cuando está presente, el receso timpánico caudal está delimitado entre el opistótico y el proótico (Figs.

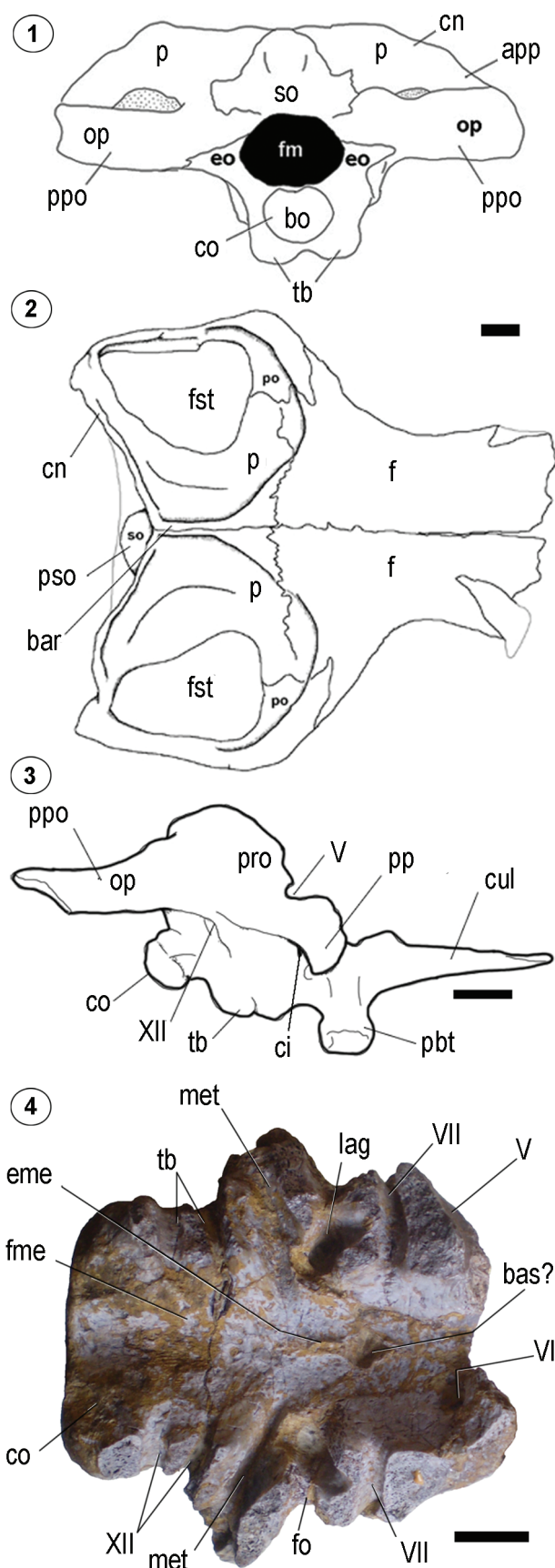
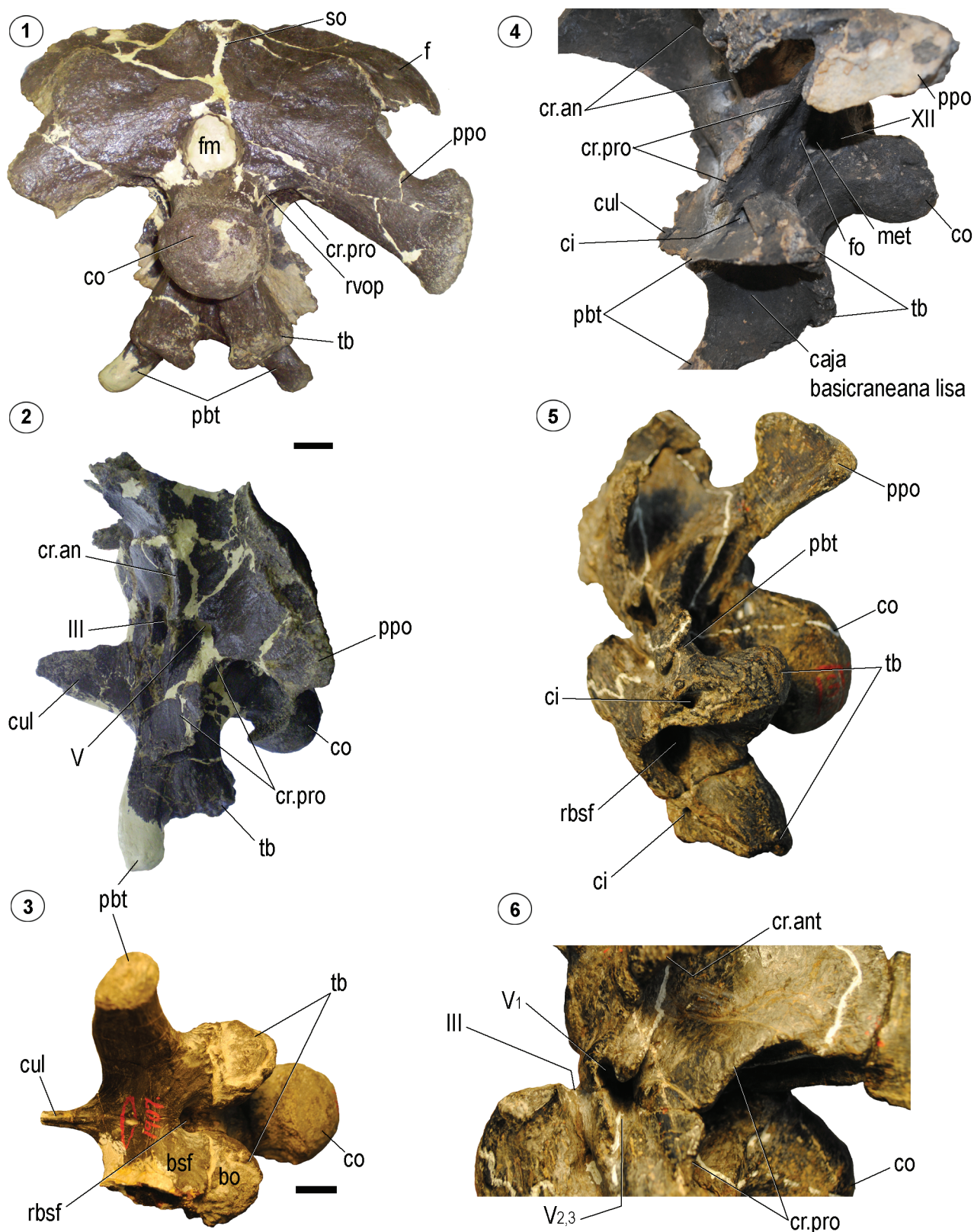


Figura 8. 1–3, *Adeopapposaurus mognai*. 1, PVSJ 610, cráneo en vista dorsal; 2, cráneo en vista posterior; 3, PVSJ 568, basicráneo en vista lateral derecha. 4, *Plateosaurus engelhardti* MB.R 4396, basicráneo en vista dorsal. Escala= 10 mm.

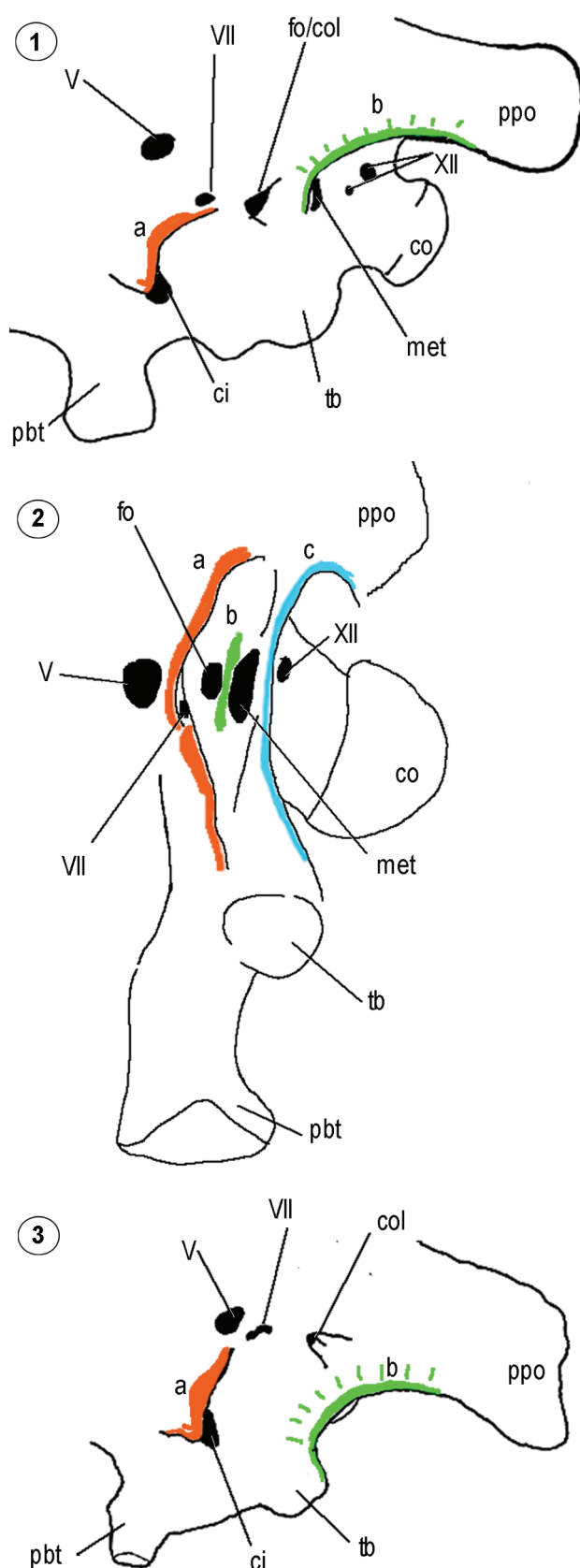




**Figura 9.** Neurocráneos de saurópodos Diplodocoidea. 1–3, *Camarasaurus*; 1–2, GMNH-PV 101; 1, neurocráneo en vista posterior y 2, lateral izquierda; 3, YPM 12254\*, basicráneo en vista ventral. 4, *Diplodocus* (USNM V 2673), neurocráneo en vista lateroventral izquierda. 5–6, *Apatosaurus* (YPM 1860\*); 5, neurocráneo en vista lateroventral izquierda; 6, detalle foramen Nervio Trigémino. Escala= 20 mm. \*Division of Vertebrate Paleontology, courtesy of the Peabody Museum of Natural History, Yale University, NH, Estados Unidos.

3.1, 7.5), neumatizando principalmente el proceso paraoccipital en menor (e.g., *Sinraptor*, Paulina Carabajal y Currie, 2012) o mayor (e.g., *Tyrannosaurus*, Witmer y Ridgely, 2009) grado. En los saurópodos y prosaurópodos tanto la *fenestra ovalis* como el foramen metótico se observan en vista lateral del neurocráneo debido a la reducción de la cresta que separa ambos forámenes (la cual corresponde a la *crista tuberalis* en los terópodos) (Fig. 10.2). En los saurópodos ambas aberturas están muy cercanas entre sí, separadas por un delgado septo: la *crista interfenestralis*. Un modelo de la variación y desarrollo de ambas crestas con respecto a la *fenestra ovalis* y el foramen metótico en los diversos grupos de saurisquios se observa en la Figura 10 (en este trabajo no se discuten las homologías de las estructuras; para una definición de las estructuras en reptiles ver Säve-Söderbergh, 1947).

**Basioccipital.** El basioccipital contacta dorsolateralmente con el complejo exoccipital-opistótico y anteriormente con el basiesfenoides, conformando con este el piso de la cavidad endocraneana (= *basis cranii interna*). Forma el cuello y la mayor parte del cóndilo occipital y los tubérculos basales (= *basal tubera*; ver sinónimos en Anexo 2). Los tubérculos basales son un par de proyecciones que se dirigen ventralmente desde el cóndilo occipital. Están generalmente constituidos por el basioccipital posteriormente y por el basiesfenoides anteriormente, aunque las proporciones pueden variar (Rauhut, 2003) y están transversalmente unidos entre sí por la lámina basituberal (Bakker *et al.*, 1988) (Figs. 3–4). Dependiendo del grado de fusión entre los tubérculos, estos pueden o no reconocerse individualmente en vista posterior, pudiendo ser protuberancias redondeadas o co-



**Figura 10.** 1–3, Modelos de variación de la *crista tuberalis* en Saurischia. Sector posteroventral del neurocráneo en vista lateral izquierda. 1, basado en *Adeopapposaurus* (PVSJ 610). 2, *Bonatitan* (MACN-PV RN 821). 3, terópodo indet. MCF-PVPH 411. La línea en rojo marca la cresta preótica (*preotic pendant*). La línea en verde (b) señala la *crista tuberalis* (*metotic strut*) que en terópodos y prosaurópodos separa la ventana oval del foramen metótico, y las caras lateral y posterior del neurocráneo, dejando el receso columelar en la cara lateral y el foramen metótico en la cara posterior. En saurópodos la cresta (c) se denomina *crista tuberalis* pero se desarrolla por detrás del foramen metótico, contrariamente a los terópodos. Abreviaturas: a, *crista preótica* (saurópodos) o *preotic pendant* (terópodos); b, *crista tuberalis* (terópodos y prosaurópodos) o *crista interfenestralis* (saurópodos); c, *crista tuberalis* (saurópodos; interpretación convencional, ver Säve-Söderbergh, 1947).

lumnares, paralelas o divergentes. Distalmente ofrecen una superficie de inserción para los músculos cervicales que permiten algunos de los movimientos de flexión lateral (*e.g.*, *m. rectus capitis dorsalis*) y de flexión dorsoventral (*e.g.*, *m. longissimus capitis profundus*) de la cabeza (Baumel y Witmer, 1993; Snively y Russell, 2007).

**Basiesfenoides.** El basiesfenoides contacta posteriormente con el basioccipital, dorsolateralmente con el proótico y el lateroesfenoides y anteriormente con el paraesfenoides, al que está fuertemente fusionado. Constituye la mayor parte del basicráneo, formando el piso de la cavidad endocraneana en el sector correspondiente a la fosa medular (= *fossa medullae oblongatae*) (Figs. 2–4). En la cara lateral del basicráneo se observa la cresta preótica (= *preotic pendant* en inglés; ver sinónimos en el Anexo 2), la cual ofrece una superficie de inserción para el músculo elevador del pterigoideas. Cuando está bien desarrollada, esta proyección de forma alar recubre anterodorsalmente el sector de la cara lateral del basiesfenoides donde se encuentra el foramen de la arteria carótida interna (como en la mayoría de los terópodos y en algunos diplodocoideos, pero no en titanosaurios). En los saurópodos esta cresta se encuentra más desarrollada en formas basales de grandes dimensiones, como *Camarasaurus* (GMNH-PV 101; Fig. 9.2). En los terópodos, donde se desarrolla el receso timpánico lateral, el foramen externo de la carótida interna abre dentro del mismo (*e.g.*, abelisaurios, *Piatnitzkysaurus*, *Troodon*) (Figs. 1, 11.6, 12.1).

El basiesfenoides participa anteriormente en la formación de los tubérculos basales y constituye la totalidad de los procesos basipterigoideos. Estos se proyectan ventralmente desde el basicráneo y poseen distalmente una o dos facetas de articulación para el pterigoideas. (Figs. 3–4). Pueden ser largos o cortos, macizos o huecos, en forma de dedo o lateralmente comprimidos. Los procesos basipterigoideos y los tubérculos basales delimitan ventralmente un sector del basicráneo que puede ser plano y liso (*e.g.*, *Herrerasaurus*, *Troodon*, saurópodos basales, Fig. 9.3–4) o estar ampliamente excavado por el receso basiesfenoidal, como en muchos terópodos (Fig. 12.2). En los terópodos espinosáuridos *Baryonyx* (BMNH R9951) e *Irritator* (SMNS 58022) y los saurópodos titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012; García *et al.*, 2015) la distancia entre los tubérculos basales y los procesos basipterigoideos es nula (Figs. 5.1, 11.1).

**Complejo paraesfenoides-basiesfenoides** (=parabasiesfenoides). Si bien no se observan suturas entre los dos elementos, el paraesfenoides constituye la mayor parte del proceso cultriforme (=rostrum basiesfenoidal, *sphenoidal rostrum*), el cual se proyecta anteromedialmente desde el basicráneo, por delante de los procesos basipterigoideos, sosteniendo el septo interorbitario. En la mayoría de los dinosaurios el proceso cultriforme es una estructura sólida, excepto en los terópodos troodontidos y oviraptoridos, donde la base del mismo es bulbosa y neumática (Makovicky y Norell, 2004; Osmólska *et al.*, 2004). En algunos terópodos basales, el septo es sólido pero está ampliamente afectado por el receso subselar en su base (*e.g.*, abelisaurios; Paulina Carabajal, 2011a, b) o bien por un surco longitudinal que corre ventralmente al proceso (*e.g.*, *Piveteausaurus*, MNHN 1920-7; *Sinraptor*, IVPP 10600) (Figs. 11.8, 12.4). En los terópodos de pequeño tamaño el proceso cultriforme suele tener forma de lápiz y se proyecta anteriormente y en forma horizontal, mientras que en los terópodos de grandes dimensiones, el proceso suele ser más bien comprimido lateralmente, laminar y se proyecta anterodorsalmente (Rauhut, 2003). En la mayoría de los saurópodos con el proceso cultriforme preservado, este es comprimido en forma de espada y levemente proyectado dorsalmente, como se observa en *Brachiosaurus* (MB.R. 2223.1) y *Camarasaurus* (GMNH-PV.101) (Fig. 9.2, 9.4).

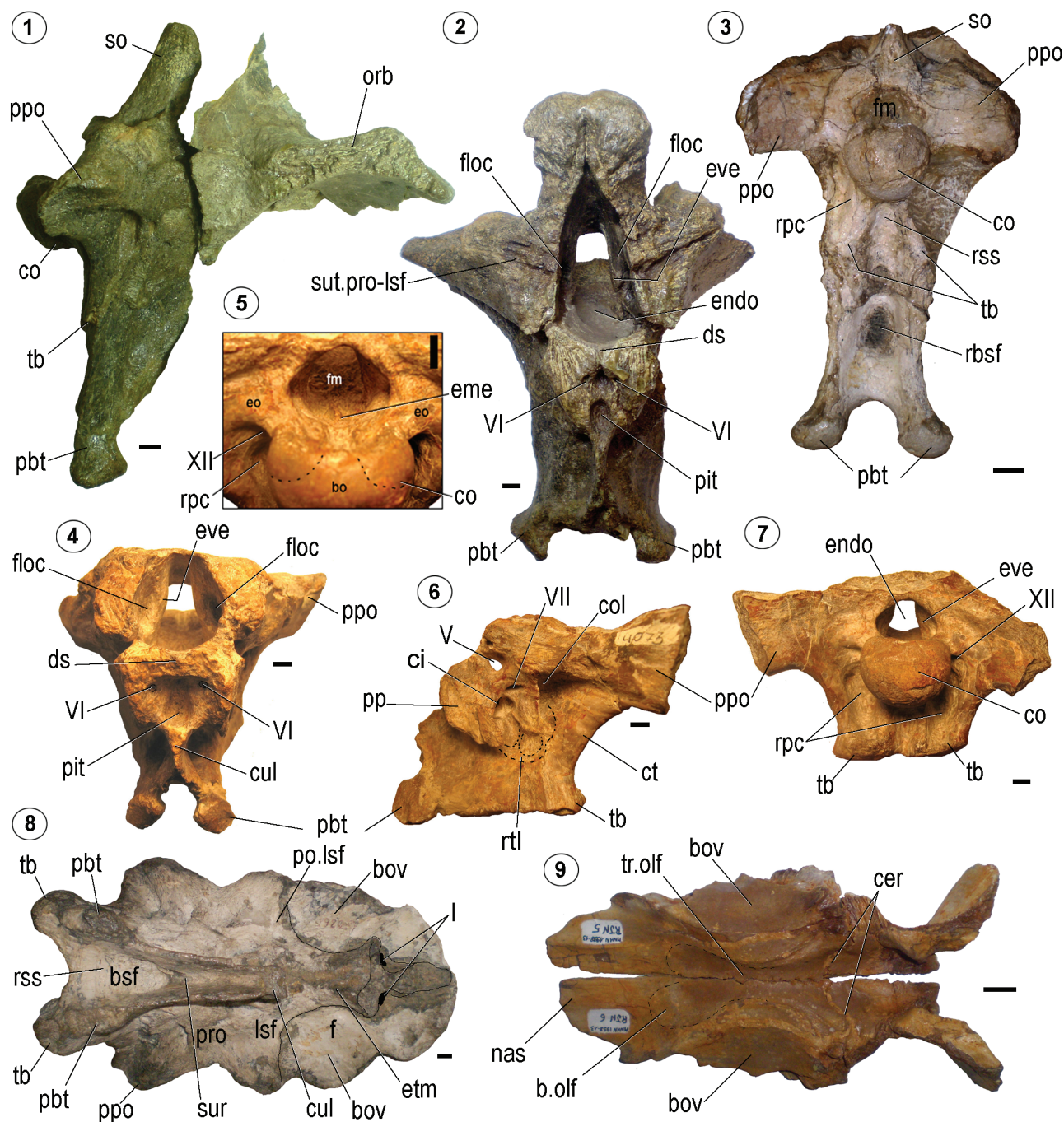
El septo interorbitario es resultado de la calcificación del septo interorbitario cartilaginoso, y no está formado por el paraesfenoides (Sampson y Witmer, 2007; Paulina Carabajal, 2011a). El septo interorbitario permanece cartilaginoso en la mayoría de los dinosaurios (Ali *et al.*, 2008) siendo característico de terópodos ceratosaurios y carcarodontosáuridos (Figs. 1, 12.5–8).

**Proótico.** El proótico contacta posteriormente con el opistótico, ventralmente con el basiesfenoides, anteriormente con el lateroesfenoides, dorsalmente con el parietal y ocasionalmente con el frontal (Fig. 2). Posee una rama posterior con la que contacta el opistótico, delimitando con este los márgenes de la *fenestra ovalis* o del receso columelar cuando la fenestra no se observa en vista lateral del neurocráneo. En ese caso, la *columnilla auris* pasa a través del receso columelar hasta alcanzar la membrana de la *fenestra ovalis*, transmitiendo las vibraciones desde la membrana timpánica



al oído interno. Si bien no es común que la delicada columela se preserve en los fósiles, sí lo es el surco dejado por esta sobre el opistótico en la pared medial del receso columelar,

el surco columelar (surco estapedial en algunos trabajos). Sobre el opistótico pueden quedar marcadas las impresiones dejadas por elementos vasculares como las arterias



**Figura 11.** Neurocráneos de terópodos Spinosauroidea. 1–2, *Baryonyx* (BMNH R9951)\*; 1, neurocráneo en vista lateral derecha y 2, vista anterior; 3, *Irritator* (SMNS 58022), neurocráneo en vista posterior. 4–7, neurocráneo de *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073); 4, vista anterior; 5, detalle de la cavidad endocraneana a través del foramen magno; 6, vista lateral izquierda; 7, vista posterior. 8, *Piveteausaurus* (MNHN 1920-7), neurocráneo en vista ventral. 9, *Dubreuillosaurus* (MNHN 1998.13), techo craneano en vista ventral. Escala= 10 mm. \* *Courtesy of the Natural History Museum, London, Reino Unido.*



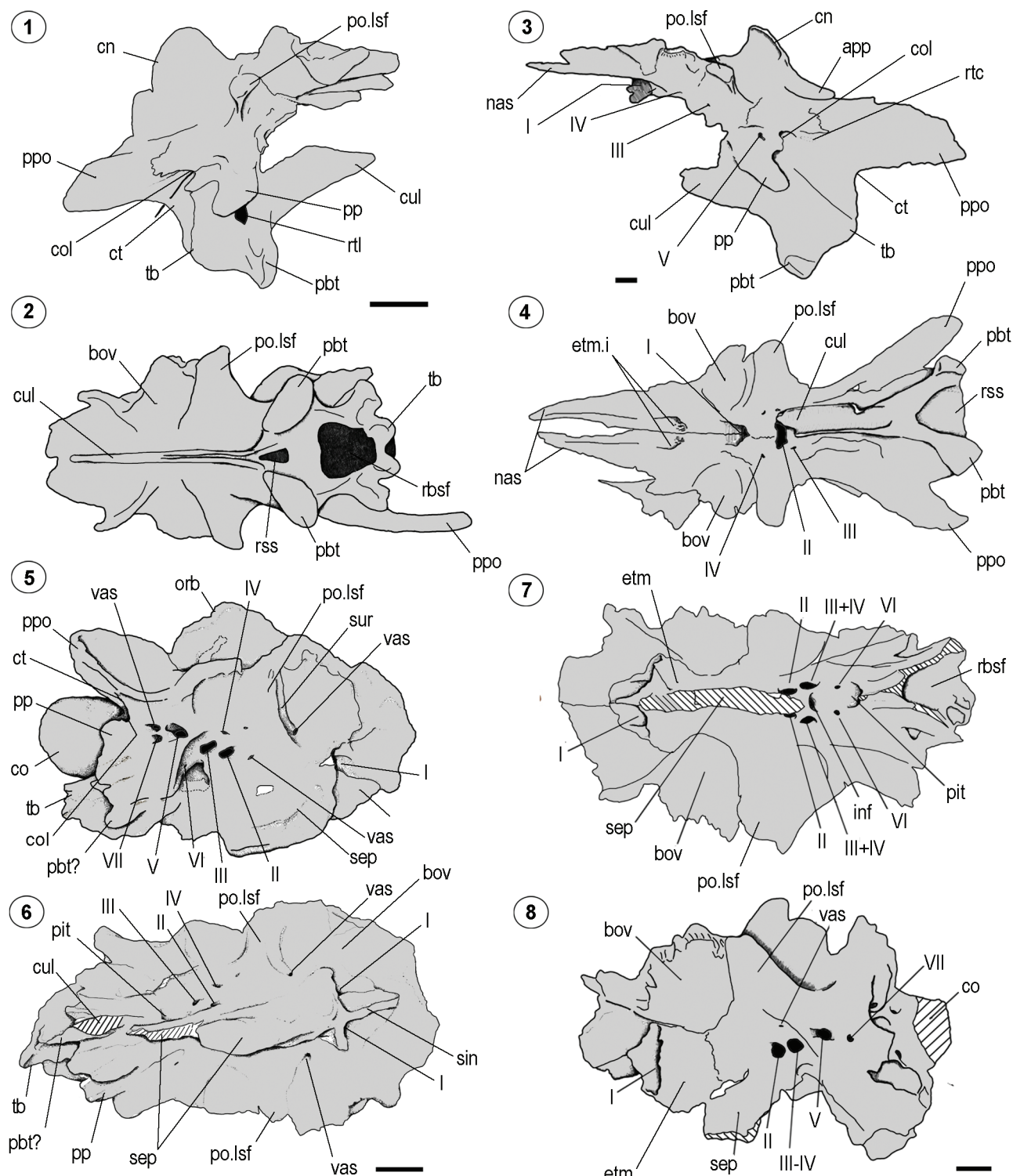


Figura 12. Neurocráneos de terópodos Allosauroidea. 1–2, *Allosaurus* (UUVP 5961). 3–4, *Sinraptor dongi* (IVPP 10600). 5–6, *Giganotosaurus carolinii* (MUCPV-CH 1). 7–8, *Carcharodontosaurus saharicus* (SGM-Din 1). 1, 3, 5, 8, vista lateral; 2, 4, 6, 7, vista ventral. Escala= 10 mm.

estapedial y tempororbital (Sedlmayr, 2002).

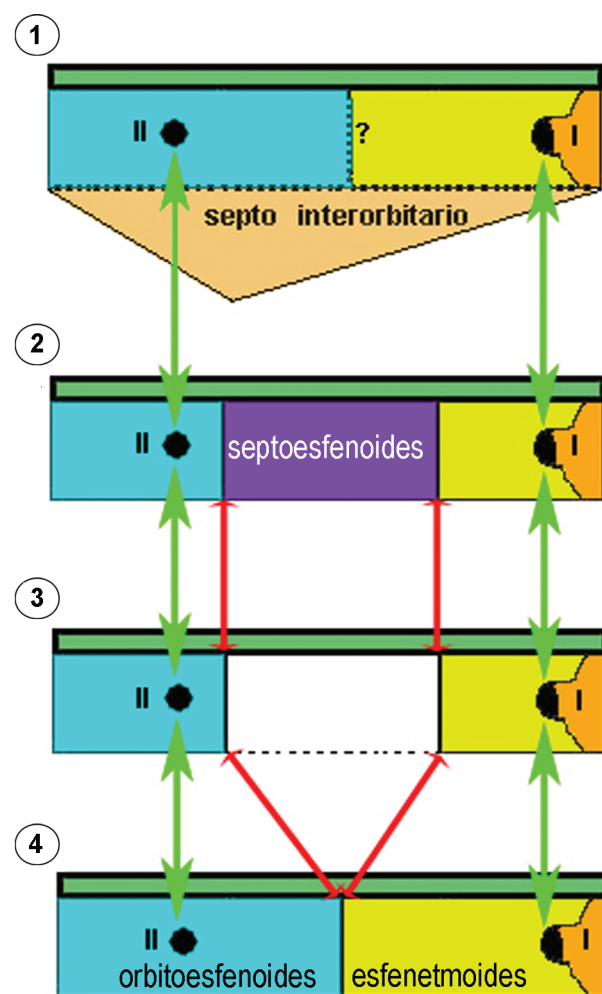
El foramen del Nervio Trigémino (NC V) está generalmente delimitado anteriormente por el lateroesfenoides y posteriormente por el proótico, si bien en algunos dinosaurios el lateroesfenoides no participa en la formación del mismo (e.g., *Troodon*; Currie, 1985). El foramen del nervio Facial (NC VII) se ubica posteroventral al NC V y es de menor diámetro que este.

**Lateroesfenoides.** El lateroesfenoides contacta dorsalmente con parte del parietal y con el frontal, posteriormente con el proótico, ventralmente con el basiesfenoides y anteriormente con el orbitoesfenoides (Fig. 2). En el sector posterior, el proceso postorbital del lateroesfenoides (= *capitate process*) es una proyección lateral y transversal en terópodos y posterolateral en saurópodos. Se desarrolla generalmente en contacto con el frontal o cerca del contacto fronto-parietal y delimita anteriormente la fosa supratemporal, ofreciendo una superficie de contacto lateral para el postorbital (Figs. 3.1, 3.3, 4.1). En los terópodos esta proyección maciza de hueso puede ser deprimida dorsoventralmente, en cuyo caso se adhiere a la cara ventral del frontal sin sobresalir demasiado en relieve (e.g., carcarodontosáuridos, *Sinraptor*; Fig. 12.4, 12.6), o puede ser de sección transversal subcircular o subtriangular destacándose como una estructura con aspecto de dedo (e.g., *Allosaurus*, tiranosáuridos; Figs. 7.5; 11.1). Presenta una gran variación morfológica en saurópodos también, siendo una proyección delicada y en forma de espada, corta y fuertemente proyectada posteriormente en titanosaurios, dicraoesaurios y rebaquisaurios (Fig. 5); laminar en *Giraffatitan* o más robusta en *Spinophorosaurus* (F. Knoll, com. pers.).

Anteroventralmente a la base del proceso postorbital, puede estar presente una pequeña depresión que marca el contacto con el hueso epipterigoides. En las descripciones de saurópodos el proceso postorbital del lateroesfenoides y su borde ventral aquillado reciben el nombre de *crista antotica* (Figs. 4.1, 5.1, 5.4). En los titanosaurios estudiados el lateroesfenoides desarrolla medialmente (endocranealmente) un refuerzo vertical ("pilar") de la pared del neurocráneo, el cual señala el contacto con el proótico (Paulina Carabajal *et al.*, 2008). Este pilar se refleja en los moldes endocraneales como una depresión longitudinal vertical que separa el cerebro medio del posterior (Paulina Carabajal,

2012). El lateroesfenoides conforma el margen posterior de los forámenes del Nervio Oculomotor (NC III) y el Nervio Troclear (NC IV).

**Orbitoesfenoides.** El orbitoesfenoides contacta dorsalmente con el frontal, posteriormente con el lateroesfenoides, ventromedialmente con su contraparte y anteriormente con los elementos etmoidales, los que raramente están osificados en los dinosaurios terópodos (e.g., tiranosáuridos, abelisáuridos, *Sinraptor*; e.g., Paulina Carabajal y Currie, 2012). El orbitoesfenoides conforma en la mayoría de los



**Figura 13.** Esquema de la región esfenoidal del neurocráneo en vista lateral derecha, mostrando la relación del frontal con los elementos etmoidales osificados en carcharodontosáuridos y neoceratosaurios. 1, *Acrocanthosaurus* sp. (Welles y Langston, manuscrito inédito). 2, *Sinraptor* y celurosaurio indet. (MCF-PVPH 411) (Paulina Carabajal, 2009). 3, *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977). 4, tiranosáuridos (e.g., TMP 2001.36.01). (Tomado de Paulina Carabajal, 2009; Paulina Carabajal y Currie, 2012).

casos el margen anterior de los forámenes de los nervios craneanos Oculomotor y Óptico (NC III y NC IV), de los cuales generalmente el NC III es el de mayor diámetro. El foramen del NC II está delimitado por el orbitoesfenoides (Figs. 3.1, 4.1). El foramen de cada lado se ubica cerca de la línea media, pudiendo estar separados o confluentes en una única abertura. Anteriormente, los orbitoesfenoides se unen ventromedialmente y delimitan, junto con el frontal, la abertura a través de la cual pasa el tracto olfatorio, indicada en las ilustraciones como foramen craneano I (olfatorio), cuando no hay elementos etmoidales preservados. En los carcarodontosáuridos, el orbitoesfenoides aparentemente es desplazado ventralmente por el lateroesfenoides, por lo que no toma contacto con los elementos etmoidales osificados (Paulina Carabajal, 2009; Paulina Carabajal y Currie, 2012).

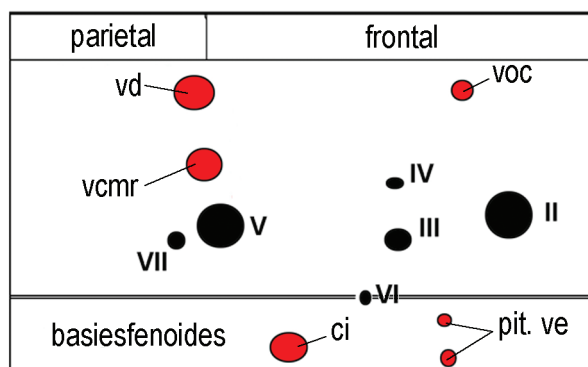
**Elementos etmoidales osificados.** El complejo etmoidal rodea el tracto y los bulbos olfatorios. Raramente se preservan en los reptiles fósiles, debido a que permanecerían en estado cartilaginoso en el estadio adulto (Romer, 1968). Se reconocen elementos etmoidales osificados en algunos terópodos (son característicos de abelisáuridos, carcarodontosáuridos y tiranosáuridos) y en algunos ornitisquios (=“presfenoides”). El complejo etmoidal en dinosaurios está conformado por el esfenetmoides y mesetmoides (ver Ali *et al.*, 2008 y discusión referente a homologías). Anteriormente, el esfenetmoides puede presentar forma de herradura (*e.g.*, *Sinraptor*) en cuyo caso el frontal techa la cavidad, o en forma de anillo en cuyo caso, el frontal queda excluido del techo de la cavidad de los bulbos olfatorios (*e.g.*, abelisáuridos, carcarodontosáuridos, tiranosáuridos). Un septo medial formado por el mesetmoides (denominado septo internasal, Ali *et al.*, 2008), separa las cavidades ocupadas por los bulbos olfatorios. Este se proyecta, en general, anteriormente adosado a la cara ventral del frontal (Figs. 7.6, 12.6). En los terópodos, en los que se han preservado elementos etmoidales osificados, se observan cuatro patrones (Paulina Carabajal, 2009; Paulina Carabajal y Currie, 2012) (Fig. 13): 1) en los carcarodontosáuridos y neoceratosaurios, los elementos etmoidales están bien desarrollados anteroposteriormente y se encuentran fusionados tanto al orbitoesfenoides como al septo interorbitario (Fig. 13.1), en cuyo caso, no existen suturas visibles a lo largo de toda la es-

tructura; 2) entre el esfenetmoides y el orbitoesfenoides puede haber una osificación extra formando las paredes de la cavidad del tracto olfatorio denominada septoesfenoides, reconocida únicamente en *Acrocanthosaurus* (S.P. Welles y W. Langston, *com. pers.*) (Fig. 13.2); 3) el esfenetmoides tiene forma de U, no está fusionado al frontal y no contacta con el orbitoesfenoides ya que hay un espacio sin osificar entre ambos (*e.g.*, Celurosaurio indet. MCF-PVPH-411, Coria y Currie, 2002b; *Sinraptor*, IVPP 10600; Paulina Carabajal y Currie, 2012: fig. 1A) (Fig. 13.3); 4) en los tiranosáuridos (Ali *et al.*, 2008) y en *Piveteausaurus* (MNHN 1920-7), el esfenetmoides está bien desarrollado anteroposteriormente y contacta directamente con el orbitoesfenoides mediante una sutura transversal bien definida (Fig. 13.4).

En los casos donde no se preserva el esfenetmoides ni el septo interorbitario se estima que dichas estructuras habrían permanecido cartilaginosas. La presencia de un septo interorbitario osificado está directamente relacionada con la presencia de elementos etmoidales osificados, pero no viceversa.

### Forámenes craneanos

En un neurocráneo aislado se observan, de atrás hacia delante, los forámenes de los NC XII, foramen metótico (si es una única abertura para los NC IX-XI), NC VII, NC VI (en el basiefenoides), NC V, NC IV, NC III, NC II y NC I (Fig. 14). En ocasiones el basicráneo se preserva en forma aislada, en cuyo caso se observan a ambos lados del piso de la cavidad



**Figura 14.** Esquema simplificado mostrando la posición relativa de los forámenes de nervios craneanos (en negro) y forámenes vasculares (en rojo) en sector anterior de la pared lateral del neurocráneo de un Saurischia.

endocraneana los canales de los nervios craneanos en corte longitudinal, así como también algún aspecto del oído interno en corte transversal (lagena o vestíbulo, a veces algún canal semicircular). Un ejemplo se observa en la Fig. 15.

**Foramen craneano I.** El Nervio Craneano Olfatorio corresponde al foramen más anterior en el neurocráneo. Cuando los elementos etmoidales están osificados, los márgenes del foramen están delimitados por los esfenetmoides y el frontal (ver Ali *et al.*, 2008) y la cavidad a la que comunican era la ocupada por los bulbos olfatorios (Figs. 1, 11.8, 12.5–8). Cuando los elementos etmoidales no se preservan osificados, la gran abertura delimitada entre el frontal dorsalmente y ambos orbitoesfenoides lateroventralmente, corresponde al sector más proximal del tracto olfatorio y suele indicarse como el NC I en las ilustraciones (*e.g.*, Fig. 12.4). La mayoría de los terópodos presentan tractos olfatorios relativamente largos, contrariamente a los cortos tractos presentes en la mayoría de los saurópodos.

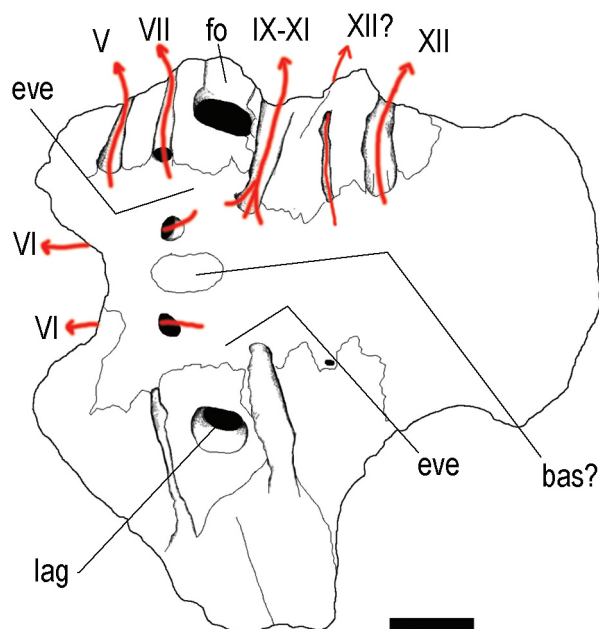
**Foramen craneano II.** El foramen del Nervio Óptico está incluido completamente en el orbitoesfenoides. En algunos casos, el par de forámenes confluye en una única abertura

ventromedial (*e.g.*, *Sinraptor*; Fig. 12.4). Endocranealmente, justo por detrás del/los forámenes NC II, puede haber una depresión oval, excavada en los orbitoesfenoides, correspondiente al quiasma óptico. En los moldes endocraneanos, las raíces de los nervios izquierdo y derecho confluyen en dicho sector, como se observa en algunos titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012).

**Foramen craneano III.** El Nervio Craneano Oculomotor o Motor Ocular Común (NC III) atraviesa la pared del neurocráneo a través de un foramen delimitado anteriormente por el orbitoesfenoides y posteriormente por el lateroesfenoides. Suele ser de mayor diámetro que el NC IV y se ubica, por lo general, ventralmente a este. Ambos nervios, Troclear y Oculomotor, suelen estar muy cerca entre sí y en algunos casos abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen (*e.g.*, *Carcharodontosaurus saharicus*, SGM-Din 1, Fig. 12.7–8). Se originan en el mesencéfalo (cerebro medio) innervando, junto con el nervio Abducens, los músculos que se encargan del movimiento del globo ocular.

**Foramen craneano IV.** El Nervio Craneano Troclear (NC IV) indica generalmente el contacto entre el orbitoesfenoides, que forma el margen anterior, y el lateroesfenoides que forma el margen posterior. Suele ser de menor tamaño que el NC III y se ubica en general dorsalmente a este (Fig. 12.4–5, 12.7). Como fuera mencionado, en muchos otros casos, el Nervio Troclear abandona la cavidad endocraneana junto con el Nervio Oculomotor.

**Foramen craneano V (=foramen proótico).** En la mayoría de los dinosaurios, la raíz del Nervio Trigémino (NC V) emerge de la medula oblongata y las ramas Oftálmica (NC V<sub>1</sub>), maxilar (NC V<sub>2</sub>) y mandibular (NC V<sub>3</sub>) abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen, por delante de la eminencia vestibular y del foramen NC VII. Externamente, todas las ramas del Trigémino emergen a través de única abertura (en cuyo caso se indica como NC V) o bien la rama oftálmica (V<sub>1</sub>=*foramen n. ophtalmici*) puede tener un foramen independiente del foramen maxilomandibular (V<sub>2,3</sub>), en cuyo caso el NC V<sub>1</sub> suele estar delimitado por el lateroesfenoides. Un foramen separado para el V1 se observa, por ejemplo, en *Carnotaurus* (Fig. 1), *Troodon* (TMP 86.36.457; Currie y Zhao, 1993b) y *Piveteausaurus* (MNHN 1920-7). Un estado intermedio, en el que la rama oftálmica no se ha separado por completo y el foramen V presenta forma de ocho



**Figura 15.** Dibujo de líneas de una vista dorsal del piso de la cavidad endocraneana del saurópodo titanosaurio (MPCA-PV-80) mostrando los canales de los nervios craneanos en corte longitudinal y la lagena del oído interno en corte transversal. (Modificado de Paulina Carabajal, 2012).



debido a una constricción que evidencia la eminente separación, se observa en el neurocráneo de algunos terópodos (e.g., *Sinraptor dongi*, Currie y Zhao, 1993a; Fig. 12.3), algunos megalosáuridos (Paulina Carabajal, 2009) y en el saurópodo *Apatosaurus* (YPM 1860; Fig. 9.6). Tres forámenes separados para las ramas  $V_1$ ,  $V_2$  y  $V_3$  han sido documentados solamente en terópodos therizinosaurios (Lautenschlager *et al.*, 2012). En los saurópodos en general se observa una única abertura para todas las ramas del Trigémino, incluyendo titanosaurios, dicraeosáuridos, *Apatosaurus*, *Diplodocus* y *Spinophorosaurus* (e.g., Janensch, 1935–1936; Knoll *et al.*, 2006, 2012; Balanoff *et al.*, 2010; Paulina Carabajal, 2012; Paulina Carabajal *et al.*, 2014), mientras que una rama oftálmica separada se observa en *Camarasaurus* (Zheng, 1996; GMNH-PV 101, obs. pers.)

**Foramen craneano VI.** El par de forámenes internos para el Nervio Craneano Abducens (NC VI), derecho e izquierdo, se encuentra sobre el piso de la cavidad endocraneana, justo por detrás del *dorsum sellae* y cerca de la línea media (Fig. 15). En los dinosaurios estudiados, los pasajes de estos nervios atraviesan el basiesfenoides anteroventralmente pudiendo penetrar la fosa pituitaria (e.g., *Baryonyx*, NBNH R9951 y *Piatnitzkysaurus*, Fig. 11.2, 11.4) o pasando lateralmente a esta (e.g., *Troodon*, TMP 86.36.457, Fig. 7.2), *Apatosaurus* (YPM 1860), *Camarasaurus grandis* (YPM 1225; si bien parece haber un contacto en el ejemplar CM 11338, F. Knoll com. pers.) y en los titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012, tab. 1).

**Foramen craneano VII.** Endocranealmente, los forámenes internos de los NC V y VII abren por delante de la eminencia vestibular (Fig. 15). El foramen externo del Nervio Facial (NC VII) es de menor diámetro y sus márgenes están formados solo por el proótico. En la mayoría de los dinosaurios, las ramas del nervio abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen y se separan externamente. En algunos casos, un surco posterodorsal y otro ventral indican el recorrido de las ramas palatina ( $VII_p$ ) e hiomandibular ( $VII_h$ ) respectivamente (e.g., *Piatnitzkysaurus*; Fig. 11.6). La separación interna de dichas ramas del Nervio Facial se observa muy raramente entre los dinosaurios, siendo descrita únicamente en los terópodos *Acrocanthosaurus* (Franzosa y Rowe, 2005), *Alioramus* (Bever *et al.*, 2013) y *Shaochilong* (Brusatte *et al.*, 2010) y en el saurópodo *Cetiosaurus* (Galton

y Knoll, 2006).

Un caso particular se da en tiranosáuridos adultos (e.g., LACM 150167; RSM 2523.8) donde, si bien el foramen NC VII se ubica posteroventralmente al NC  $V_{2,3}$  como en el resto de los terópodos, ambos forámenes abren en el interior de un profundo receso, cuya abertura externa es la única que se ve en una vista lateral del neurocráneo (e.g., *Daspletosaurus*, *Tyrannosaurus*; Brochu, 2003: Fig. 28; Paulina Carabajal, 2009).

En los moldes endocraneanos, el pasaje del NC VII es de menor diámetro que el NC V. En *Diplodocus* el pequeño diámetro del pasaje del Nervio Facial (VII) se ha interpretado como evidencia en contra de la presencia de musculatura asociada a una proboscis en ese género (Knoll *et al.*, 2006). Ambos pasajes corren paralelos y lateralmente en terópodos, mientras que en los saurópodos el pasaje del NC VII puede prolongarse ventrolateralmente en la pared del neurocráneo para salir a través de un foramen externo ubicado muy ventralmente al NC V. En el rebaquisáurido *Limaysaurus tessonei* el foramen VII se ubica por detrás de la *crista* proótica y solo se observa en vista posterior del neurocráneo (Calvo y Salgado, 1995: fig. 5).

**Foramen craneano VIII.** El nervio auditivo o Nervio Vestibulococlear abandona la cavidad endocraneana a través de forámenes en la parte ventral de la eminencia vestibular para alcanzar el sector vestibular del oído interno. Son, en general, forámenes de muy pequeño diámetro por lo que no se observan en la mayoría de los moldes endocraneanos. Este nervio penetra la cápsula ótica y no tiene un foramen externo en el neurocráneo. Cuando en algunas publicaciones se ilustra erróneamente el NC VIII en una vista lateral del neurocráneo, dicho foramen corresponde a la *fenestra ovalis* o al receso columelar, dependiendo del taxón.

**Foramen metótico (CN IX-XI) (=foramen yugular, *metotic fissure*, *foramen vagi*, *foramen lacerum*).** Los Nervios Craneanos IX-XI abandonan la cavidad endocraneana a través de un único foramen, el foramen metótico, en un gran número de dinosaurios incluyendo la mayoría de los terópodos y saurópodos. Sin embargo, en ocasiones estos nervios pueden tener salidas independientes y la nomenclatura de los forámenes puede ser controversial (e.g., Sampson y Witmer, 2007). Gower y Weber (1998) presentan una discusión definiendo que cuando la fisura metótica del condro-

cráneo persiste como una única e indivisa abertura en el osteocráneo, se denomina "foramen metótico" pero cuando está dividido el foramen anterior recibe el nombre de fenestra pseudorotunda (= *foramen cochlae*, *recessus scalae tympani*) mientras que el foramen posterior recibe el nombre de foramen yugular o vago. Por el foramen yugular pasan al menos el NC X y la vena yugular interna (Gow, 1990). En la literatura, sin embargo, se encontrarán descripciones en las que se denomina foramen yugular a la abertura para los NC IX-XI y vena yugular interna, por lo que se recomienda discreción con el uso de este término.

En la mayoría de los saurópodos el foramen metótico es relativamente grande, similar en diámetro al NC V, y dorsoventralmente elongado, estando separado de la ventana oval por solo unos milímetros de hueso (Fig. 5.1). La comunicación del canal metótico con el laberinto óseo de la cápsula ótica es a través de la fenestra pseudorotunda o *recessus scalae tympani* ("ducto perilinfático" de Gow, 1990), como se observa por ejemplo en el titanosaurio MGPIFD-GR 118; Paulina Carabajal y Salgado, 2007: fig. 3).

**Foramen craneano XII.** Las tres ramas del Nervio Hipogloso abandonan el neurocráneo, dependiendo del taxón, a través de uno a tres forámenes que atraviesan el exoccipital. Sin embargo, el número de forámenes externos no siempre es igual al número de forámenes internos. En algunos casos la subdivisión de uno de estos forámenes resulta en un total de cuatro forámenes externos, como en el terópodo *Troodon* sp. (TMP 86.36.457; Fig. 7.3) o en un número inferior, como en el titanosaurio *Pitekunsaurus* (Filippi y Garrido, 2008) donde se observan dos forámenes internos y un único foramen externo para el NC XII (Paulina Carabajal, 2012).

### Forámenes vasculares

Los elementos vasculares dejan marcas en el neurocráneo. Además de surcos y forámenes (el foramen de la arteria carótida interna es el más constante; Fig. 14), endocranealmente algunos senos venosos también pueden dejar sus impresiones (e.g., seno venoso longitudinal medial, Witmer *et al.*, 2008).

**Elemento de vascularización del tracto olfatorio.** En terópodos con neurocráneos que preservan elementos etmoidales osificados pueden reconocerse, en algunos casos, uno o dos pares de forámenes que comunican el conducto del

tracto olfatorio con el exterior, y que corresponden a elementos de vascularización (e.g., *Carnotaurus*, Paulina Carabajal, 2011a; *Giganotosaurus*, Paulina Carabajal y Canale, 2010; Figs. 1, 12.5–6).

**Arteria carótida interna.** El foramen a través del cual la carótida interna penetra el basicráneo (= *videan canal*) se encuentra en la cara lateral del basiesfenoides, en general caudalmente a la *crista preótica* (= *preotic pendant*), ya sea sobre la superficie del hueso (prosaurópodos y saurópodos basales; Figs. 8.3, 9.4) o dentro del receso timpánico lateral (terópodos; Fig. 11.6). En el caso particular de los titanosaurios, el foramen carotideo se encuentra sobre la cara medial o interna del proceso basipterigoideo, por lo que no es visible en vista lateral del basicráneo (Paulina Carabajal, 2012) (Fig. 5.2, 5.6). El pasaje de la arteria carótida interna atraviesa el basiesfenoides para penetrar en el sector más posteroventral de la fosa pituitaria, ya sea a través de dos forámenes separados como en el prosaurópodo *Adeoposaurus* (PVSJ 568), todos los saurópodos estudiados (Fig. 5.2) y algunos terópodos como *Abelisaurus* (MCPA 11.098; Paulina Carabajal, 2011b), *Dromaeosaurus* (Currie y Zhao, 1993a) y *Gallimimus bullatus* (Osmólska *et al.*, 1972), o a través de un único foramen cuando confluye con su contraparte (e.g., *Piatnitzkysaurus*, PVL 4073; *Giganotosaurus*, MUCPV-CH 1; tiranosaurios, TMP 2001.36.01, LACM 150167; *Itemirus*, Kurzanov, 1976; *Troodon* sp., TMP 86.36.457, Currie y Zhao, 1993a; y *Byronosaurus*, Makovicky *et al.*, 2003) (Fig. 7.2).

**Vena cerebral medial rostral** (= *rostral middle cerebral vein*). El foramen de esta vena es pequeño y atraviesa generalmente el sector dorsal del lateroesfenoides, por encima del NC V, cerca del contacto de ese elemento con el parietal-frontal. En algunos casos se observa además la vena dorsal de la cabeza (= *dorsal head vein*), ubicada más dorsalmente y desembocando en la fosa supratemporal (Sampson y Witmer, 2007) (Fig. 14). En los neurocráneos donde estos forámenes no están presentes, se interpreta que la vena cerebral medial rostral y la vena dorsal abandonan la cavidad endocraneana a través del foramen Trigémico (Rauhut, 2003).

**Vena cerebral medial caudal** (= *vena capitis dorsalis*, *dorsal head vein* en trabajos previos a Sampson y Witmer, 2007; Witmer *et al.*, 2008; Witmer y Ridgely, 2009). El foramen

para esta vena se encuentra delimitado entre el supraoccipital y el parietal de cada lado del neurocráneo, observándose en la vista occipital en la mayoría de los dinosaurios. Endocranealmente, estos elementos vasculares están en conexión con el sector más posterior del seno venoso longitudinal dorsal (Fig. 3.4).

**Vena orbitocerebral.** Pequeño foramen que atraviesa generalmente el área lateroesfenoides-orbitoesfenoides, dorsalmente a los NC III y IV y cerca del contacto con el frontal (Fig. 14). Cuando no está presente, la vena orbitocerebral probablemente abandona la cavidad endocraneana a través del foramen del NC IV, como se observa por ejemplo en *Amargasaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2014) (Fig. 5.4).

### Neumaticidad

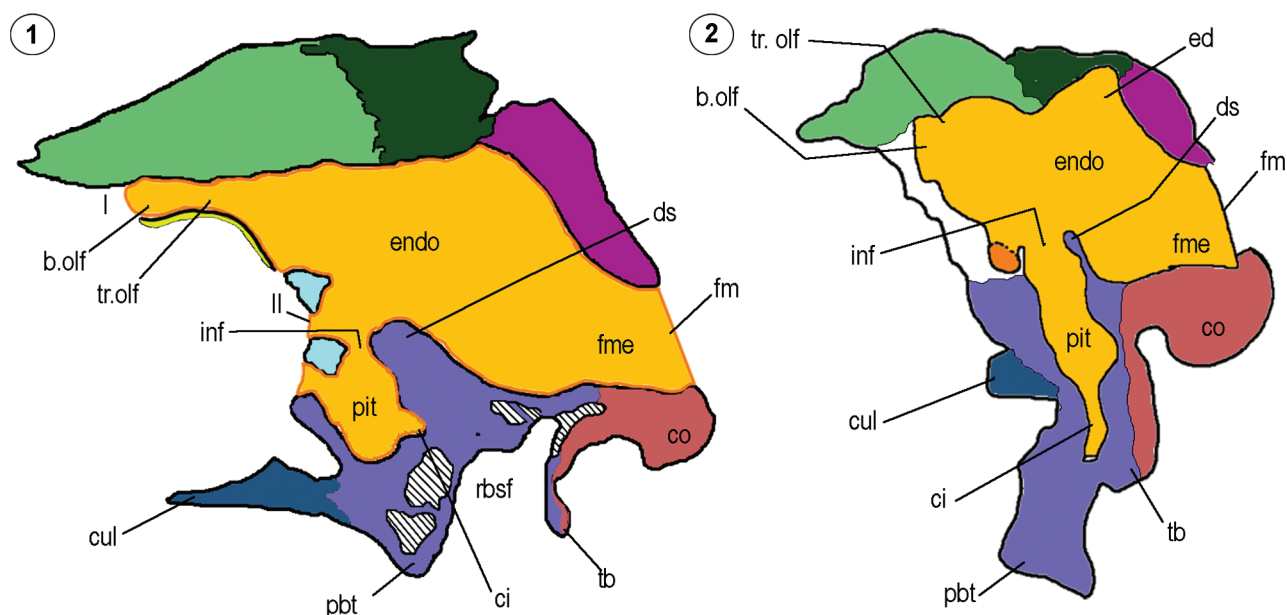
Una cavidad neumática o receso neumático es una depresión o cavidad en el hueso generada por las partes blandas de diversos sistemas neumáticos. Siguiendo la clasificación propuesta por Witmer (1997) y modificaciones posteriores (Dufeu, 2011), los recesos neumáticos más comúnmente observados en dinosaurios pueden ser de origen: (1) timpánico, receso timpánico lateral o anterior (Fig. 11.6) y receso timpánico caudal (Figs. 7.5, 12.3); (2) faríngeo,

receso basipterigoideo (Fig. 12.1) y receso basiesfenoidal (Fig. 12.2); (3) derivados del sistema cervical de sacos aéreos pulmonares: receso subselar (Figs. 11.8, 12.4), receso paracondilar y receso subcondilar (Fig. 3.1, 3.3). La mayoría de estos recesos se desarrollan en el neurocráneo de los terópodos, estando reducidos o casi ausentes en saurópodos y prosaurópodos (Fig. 9.3, 9.5). En estos se puede observar un receso basiesfenoidal reducido a un foramen, denominado por algunos autores *craniopharyngeal foramen* (e.g., Balanoff *et al.*, 2010). Si bien aspectos del sistema neumático del cráneo han sido descriptos para numerosas familias de terópodos (Chure y Madsen, 1998; Dufeu, 2011), la evolución de la neumaticidad del cráneo, y específicamente del neurocráneo de los terópodos es aún poco comprendida.

### *Morfología endocraneana*

La cavidad endocraneana es el espacio delimitado por los elementos que forman el neurocráneo en el que se alojaba el encéfalo, senos venosos y otros tejidos blandos (Fig. 16). Características endocraneanas importantes pueden obtenerse de las paredes internas del neurocráneo, incluyendo el techo craneano, paredes laterales y basicráneo.

Sobre la cara ventral del frontal se observan las impre-



**Figura 16.** Esquema del corte sagital del neurocráneo mostrando la morfología de la cavidad endocraneana. 1, Theropoda. 2, Sauropoda. Colores ídem figura 3.

siones de los hemisferios cerebrales y anteriormente las impresiones del tracto olfatorio y de los bulbos olfatorios (Figs. 7.8, 7.10, 11.9). Lateralmente a las impresiones de los bulbos olfatorios pueden verse marcas del contacto con los elementos etmoidales. El tracto olfatorio puede ser extremadamente corto en los saurópodos (Fig. 16.2) y relativamente largo en prosaurópodos y terópodos (Fig. 16.1).

Endocranealmente, el basiesfenoides forma el piso del sector anterior y medio de la fosa medular, el cual se interrumpe anteriormente en el *dorsum sellae* donde forma el borde posterior del foramen infundibular (Fig. 16). Esta abertura comunica ventralmente la cavidad endocraneana con la fosa pituitaria (= *fossa hypophysialis*, *sella turcica*), espacio que alojaba la glándula homónima y otros tejidos blandos. El *dorsum sellae*, compuesto principalmente por el basiesfenoides, puede estar formado dorsalmente por el contacto medial de los lateroesfenoides como en el terópodo *Syntarsus hodensiensis* (Raath, 1977), el hadrosáurido *Corytosaurus* (TMP 1975) y al menos en saurópodos titanosaurios (Paulina Carabajal *et al.*, 2008), o por un contacto entre los proóticos como fuera mencionado para algunos prosaurópodos (Gow, 1990). Caudalmente al *dorsum sellae* y a cada lado de la línea media, se encuentran los dos forámenes internos a través de los cuales el Nervio Craneano VI abandona la cavidad endocraneana. En algunos dinosaurios, sobre el piso de la cavidad endocraneana se observa un único foramen sobre la línea media, por detrás del NC VI, que comunica con un pasaje de poco diámetro que penetra la fosa pituitaria posterodorsalmente. Esta estructura, probablemente vascular, ha sido identificada como arteria basilar (?) en el prosaurópodo *Plateosaurus* (Galton, 1985; MB.R.4396), *Giraffatitan* (Janensch, 1935–1936; Knoll y Schwarz-Wings, 2009), *Spinophorosaurus* (Knoll *et al.*, 2012) y los titanosaurios MML-194 (García *et al.*, 2008) y *Bonatitan* (Paulina Carabajal, 2012) (Figs. 8.4, 15). Otros autores sugieren un origen venoso para este pasaje (Sues *et al.*, 2015).

La eminencia medular (= *eminencia medullaris*) se desarrolla en el piso de la fosa medular como una baja cresta longitudinal medial que separaba sagital y ventralmente la *medula oblongata* del encéfalo (Figs. 8.4, 11.5). Fue descrita por primera vez por Huene (1908) en el dinosaurio prosaurópodo *Plateosaurus*, aunque no está presente en *P. engelhardti* (MB.R.4396). Se observa también en el prosaurópodo

*Adeopapposaurus* (PVSJ-568; Martínez, 2009) y en los terópodos *Piatnitzkysaurus* (PVL 4073; Rauhut, 2004), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Carcharodontosaurus idiguensis* (Brusatte y Sereno, 2007), *Bambiraptor* (Burnham, 2004), *Velociraptor* (Norell *et al.*, 2004), *Dromaeosaurus* (Chure y Madsen, 1998), *Troodon* (TMP 86.36.457) y *Poekilopleuron? valesdunensis* (MNHN 1998.13), como también en algunas aves actuales y fósiles (Elzanowski y Galton, 1991).

La forma y tamaño de la fosa pituitaria varía dependiendo del grupo, siendo llamativamente hipertrofiada y posteroventralmente proyectada en saurópodos (*e.g.*, Hopson, 1979) (Fig. 16.2). Sobre la pared posterior de la fosa pituitaria, desembocan posteroventralmente ambas carótidas internas, ya sea mediante aberturas separadas (*e.g.*, todos los saurópodos y algunos terópodos como abelisáuridos y *Dubreuillosaurus*, MNHN 1998.13) o mediante una única abertura (*e.g.*, *Piatnitzkysaurus*, PVL 4073; *Giganotosaurus*, MUCPV-CH 1; tiranosáuridos; *Troodon*, TMP 86.36.457; Figs. 7.2, 11.2). Cuando el NC VI penetra la fosa pituitaria el par de forámenes externos se observa dorsalmente al/los forámenes de las carótidas internas como en algunos terópodos (*e.g.*, *Syntarsus*, Raath, 1977, carcarodontosáuridos, megalosaurios, abelisáuridos, *Piatnitzkysaurus*, Rauhut, 2004, tiranosaurios como *Tyrannosaurus* LACM 150167 y *Daspletosaurus*, TMP 2001. 36.01) y algunos saurópodos (*Spinophorosaurus*, Knoll *et al.*, 2012; *Amargasaurus*, Paulina Carabajal *et al.*, 2014 y *Diplodocus*, F. Knoll, com. pers.) (Figs. 11.2, 11.4, 12.5). Cuando el Nervio Craneano VI no ingresa a la fosa pituitaria, atraviesa el basiesfenoides lateralmente a la misma y desemboca en un foramen en la pared lateral del basicráneo. Esto se observa en algunos terópodos como *Troodon* (TMP 86.36.457) y *Sinraptor* (IVPP 10600) y algunos saurópodos como *Apatosaurus*, (Balanoff *et al.*, 2010) y titanosaurios (*e.g.*, Paulina Carabajal, 2012) (Figs. 5, 7.2).

Endocranealmente, el lateroesfenoides encierra lateralmente los hemisferios cerebrales. Este sector del encéfalo suele ser el que mejor rellena la cavidad encefálica. Un indicador de esto es la presencia de impresiones vasculares en la cara ventral del frontal y cara medial del lateroesfenoides (Evans, 2005). Sobre las paredes laterales de la cavidad endocraneana se destaca la eminencia vestibular (= *eminencia vestibularis*, *vestibular pyramid*), formada principalmente por el proótico y el opistótico, que aloja en su interior el labe-



rinto óseo del oído interno (Figs. 7.1, 11.4). Sobre la cara anterior de la eminencia vestibular puede desarrollarse, en mayor o menor grado, el receso flocular (=auricular, *fossa subarcuata*) donde se alojaba el flóculo del cerebelo. El receso flocular está presente en todos los terópodos, encontrando su máximo desarrollo en maniraptoriformes (e.g., *Troodon*, TMP 86.36.457, TMP 82.19.23; Fig. 7.1 y *Epichirostenotes*, ROM 43250) y en terópodos avianos (Witmer *et al.*, 2003). El receso flocular está reducido en prosaurópodos (e.g., *Plateosaurus*, SMNS F.65) y fue descrito en algunos pocos saurópodos basales (e.g., Janensch, 1935–1936; Galton y Knoll, 2006; Knoll y Schwarz-Wings, 2009; Knoll *et al.*, 2012; Paulina Carabajal *et al.*, 2013).

## EL NEUROCRÁNEO DE DINOSAURIOS SAURISCHIA *Theropoda*

El patrón morfológico del neurocráneo de los terópodos (excluyendo grupos más derivados, como troodóntidos, oviraptorídeos y terópodos avianos) es similar al presente en los prosaurópodos (Figs. 3, 8). En términos generales, se trata de una caja craneana más larga anteroposteriormente que transversalmente. En el techo craneano, los frontales son más largos que los parietales (excepto en Oviraptorosauria, Rauhut, 2003; Osmólska *et al.*, 2004). El parietal puede desarrollar un proceso dorsomedial (característico de ceratosaurios) que a su vez puede emitir una proyección posteromedial en forma de lengua que se apoya sobre el supraoccipital, como en algunos terópodos basales como *Sinosaurus* (Xing *et al.*, 2014), ceratosaurios (Figs. 1, 6.3) y carcarodontosáuridos (e.g., Holtz, 1994; Coria y Currie, 2002a; Rauhut, 2003; Fig. 6.1).

Los terópodos se caracterizan por tener fosas supratemporales separadas por una distancia transversal que nunca es mayor que el largo del parietal (Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002). Dentro de dichos parámetros, ambas fosas supratemporales pueden estar separadas por una barra sagital plana y relativamente ancha (e.g., *Herrerasaurus*, PVSJ 407; *Sinraptor*, IVPP 10600; *Zupaysaurus*, PULR 076; *Struthiomimus*, TMP90.26.01 y *Giganotosaurus*, MUCPV-CH 1; Fig. 6.2), pueden estar muy cerca entre sí al menos en el parietal (e.g., abelisáuridos; Fig. 6.3) o pueden confluir sobre la línea media y quedar separadas por una verdadera cresta sagital (e.g., tiranosáuridos y troodóntidos; Fig. 7.9).

En general, en los terópodos pequeños la participación del frontal en el margen orbitario es amplia, mientras que es proporcionalmente menor en terópodos de gran tamaño, debido al acercamiento entre el postorbital y el prefrontal/lagrimal. Sin embargo, la participación del frontal en el margen de la órbita podría variar durante la ontogenia (P. Currie, com. pers.) lo que estaría indicando un fenómeno de alometría negativa (Paulina Carabajal, 2009).

En la mayoría de los terópodos no avianos, los procesos paraoccipitales se proyectan posterolateralmente, con la excepción de algunos maniraptores (e.g., oviraptorídeos) que tienen procesos cortos que se proyectan lateralmente (Osmólska *et al.*, 2004 y referencias), siendo esta una condición derivada dentro de los Theropoda.

El basicráneo es generalmente alto, excepto en las formas más basales del Triásico y Jurásico como los coelophysoideos *Coelophysus*, *Syntarsus* (Raath, 1977; Tykosky, 1998) y *Zupaysaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2015) del noroeste de Argentina. En estos, el neurocráneo es transversalmente comprimido y la neumaticidad del basicráneo es alta, con los recesos basisfenoidal, subselar y timpánico lateral bien desarrollados. En estas formas tempranas, el proceso paraoccipital es delgado, sólido y postero-lateralmente proyectado, de manera que el borde ventral del proceso queda por encima del nivel del cóndilo occipital. Este es un carácter primitivo entre los terópodos (Rauhut, 2003), presente también en los prosaurópodos (Fig. 10.1). En consecuencia, tanto la *fenestra ovalis* como el foramen metótico son total o parcialmente visibles en vista lateral del neurocráneo.

El ángulo occipitofrontal está formado entre el techo del cráneo y la tabla occipital. En algunos terópodos este ángulo es obtuso, como en *Ceratosaurus* (Sanders y Smith, 2005), *Sinraptor* (IVPP 10600) y carcarodontosáuridos, mientras que en la mayoría de los terópodos estudiados es agudo, como en *Herrerasaurus* (PVSJ 407), *Zupaysaurus* (PULR 076), *Syntarsus* (Raath, 1977), *Irritator* (Sues *et al.*, 2002), *Dilophosaurus* (Welles, 1984), *Piveteausaurus* (Taquet y Welles, 1977), abelisáuridos, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, el celurosaurio indet. MCF-PVPH 411 y *Troodon* (Paulina Carabajal, 2009).

El neurocráneo de los terópodos presenta cierto grado de neumaticidad que, excepto en celurosaurios, depende casi exclusivamente del desarrollo de recesos neumáticos

que afectan el basicráneo, particularmente el basiesfenoides. El grado de neumaticidad es variable, desde muy bajo (e.g., *Herrerasaurus*), bajo (e.g., Carcarodontosaurios), medio-alto (e.g., Coelophysoideos, numerosos allosauroides) a extremadamente alto, como por ejemplo en tiranosáuridos, oviraptóridos y troodontidos. En estos últimos la neumaticidad afecta, además del basicráneo, a los procesos paraoccipitales y al supraoccipital (e.g., Witmer y Ridgely, 2009). La presencia simultánea de todas las cavidades neumáticas identificadas por Witmer (1997) no se da en ningún terópodo, existiendo una amplia gama de combinaciones entre la presencia/ausencia y grado de desarrollo de las mismas. Teniendo en cuenta que la aneumaticidad del neurocráneo se consideraba un carácter primitivo para los Theropoda (ver por ejemplo los análisis filogenéticos de Currie y Carpenter, 2000; Allain, 2002; Coria y Currie, 2006), fue notable el hallazgo de amplios recesos basiesfenoidal y subselar en formas tempranas del Jurásico (Raath, 1977) y más recientemente en la forma triásica *Zupaysaurus* (Paulina Carabajal *et al.*, 2015). En los terópodos basales los recesos neumáticos se desarrollan principalmente en el basicráneo. En los coelurosaurios, en cambio, los recesos afectan ampliamente no solo el basicráneo sino también los procesos paraoccipitales y el supraoccipital mediante el receso timpánico caudal, como en tiranosáuridos y maniraptores (Currie, 1997; Holtz, 2004; Witmer y Ridgely, 2009). Elementos etmoidales osificados son característicos de ceratosaurios, algunos allosauroides (*Sinraptor* y carcarodontosáuridos) y tiranosaurios, mientras que la calcificación del septo interorbitario parece ser una característica propia de los ceratosaurios (Madsen y Welles, 2000) y los carcarodontosáuridos (Fig. 13).

### **Sauropoda**

La morfología neurocraneana de numerosos saurópodos es conocida (ver Upchurch *et al.*, 2004 y referencias). Particularmente en Argentina, se describió en detalle la neuroanatomía del dicraeosáurido *Amargasaurus* (Powell, 2003; Paulina Carabajal *et al.*, 2014), el rebaquisáurido *Limaysaurus* (Calvo y Salgado, 1995; Paulina Carabajal y Calvo, 2015) y numerosos titanosaurios incluyendo *Antarctosaurus*, *Bonititan*, *Narambuenatitan*, *Saltasaurus* y varios neurocráneos aislados (e.g., Huene, 1929; Powell, 2003; Calvo y Kellner,

2006; Paulina Carabajal y Salgado, 2007; García *et al.*, 2008; Paulina Carabajal *et al.*, 2008; Paulina Carabajal, 2012).

En los saurópodos el neurocráneo es más ancho que largo y esto se ve reflejado en la forma de los frontales y parietales, que son más anchos transversalmente, siendo este carácter una sinapomorfía de Eusauropoda (Gauthier, 1986). Las fosas supratemporales están ampliamente separadas en el techo craneano y el margen caudal del frontal no forma parte del margen de la fosa supratemporal en neosauropodos y *Omeisaurus* (Wilson y Sereno, 1998). Lateralmente el frontal forma todo el margen orbitario dorsal. En algunos saurópodos, como diplodocoideos y dicraeosáuridos, se observan en el techo craneano una o dos aperturas denominadas apertura parietal (=fenestra frontoparietal) y postparietal respectivamente (e.g., Janensch, 1935–1936; Balanoff *et al.*, 2010; Knoll *et al.*, 2012), las cuales están ausentes en los titanosáuridos (Fig. 5.3, 5.5). El neurocráneo de los saurópodos es prácticamente aneumático (e.g., *Diplodocus*, Fig. 9.4) pudiéndose observar en el basicráneo un receso basiesfenoidal reducido a un foramen como en *Camarasaurus* (Fig. 9.3) o un profundo receso basiesfenoidal como en *Apatosaurus* (YPM 1860; “*craniopharyngeal foramen*” en Balanoff *et al.*, 2010; Fig. 9.5). En la mayoría de los saurópodos, los procesos paraoccipitales son estructuras tabulares que se extienden lateralmente, mientras que el extremo distal se proyecta marcadamente hacia abajo. Próximo a la base del proceso paraoccipital, su borde ventral se divide en dos rebordes, en algunos casos formando crestas. La más caudal, denominada *crista tuberalis* por numerosos autores, es un reborde corto y se extiende ventralmente contactando el basioccipital. En los saurópodos, la *crista tuberalis* se desarrolla por detrás del foramen metótico (Fig. 10; ver definición de la estructura en reptiles actuales realizada por Säve-Söderbergh, 1947). La cresta rostral más prominente es la *crista prootica*, que en algunos casos (e.g., *Camarasaurus* y *Diplodocus*) desarrolla una estructura alar similar al *preotic pendat* en algunos terópodos (Fig. 9.2, 9.4). Las aberturas de los NC IX–XI y la *fenestra ovalis* abren entre estas dos crestas (Figs. 5.1, 9.2). El foramen del NC V es de tamaño similar al foramen metótico y la rama oftálmica no suele estar separada. En *Apatosaurus agax* (YPM 1860) hay un único foramen interno para todas las ramas del trigémino mientras que el foramen externo está parcialmente subdi-

vidido por un septo óseo incompleto, que probablemente era completo y cartilaginoso en vida del animal, separando la rama oftálmica rostralmente (Fig. 9.6). En el basicráneo, el basioccipital y el basiesfenoides forman el piso de la cavidad endocraneana que es plano y cuadrangular (Fig. 15). El basicráneo es en general bajo. Los tubérculos basales son cortos y redondeados, mientras que los procesos basipterigoideos son largos y en forma de dedo, pudiendo ser extremadamente largos en dicraeosáuridos (Fig. 5.4) donde característicamente estos procesos se proyectan anteroventralmente en un ángulo de 20° (Salgado y Calvo, 1992; Upchurch, 1998). La distancia anteroposterior entre tubérculos basales y procesos basipterigoideos es nula en titanosaurios (Fig. 5.1), mientras que esta distancia es significativa en diplodocoideos (Fig. 9.3–4).

El piso de la cavidad endocraneana es generalmente plano y el *dorsum sellae* está proyectado dorsalmente. Al menos en los titanosaurios, el borde dorsal está formado por sendas proyecciones mediales del lateroesfenoides (e.g., Paulina Carabajal, 2012). El receso flocular está ausente en todos los saurópodos, con la excepción de los rebaquisáuridos *Nigersaurus* (Serenio *et al.*, 2007) y MMCH-PV 63 (Paulina Carabajal *et al.*, 2013), del dicraeosáurido *Dicraeosaurus* (Janensch, 1935–1936: pl. XIII, 7) y del titanosauriforme *Giraffatitan* ("*Brachiosaurus*" en Janensch, 1935–1936: pl. XIII, 1a; Knoll y Schwarz-Wings, 2009). En todos los grupos de saurópodos estudiados mediante basicráneos fracturados o moldes endocraneanos artificiales, las carótidas internas ingresan a la fosa pituitaria a través de forámenes separados (e.g., Janensch, 1935–1936; Hopson, 1979; Knoll *et al.*, 2012; Paulina Carabajal, 2012; Paulina Carabajal *et al.*, 2014). El foramen externo de las carótidas se ubica sobre la cara lateral del basiesfenoides, en la base del proceso basipterigoideo, en todas las formas excepto en titanosaurios (Paulina Carabajal, 2012) y en el diplodocoideo *Apatosaurus* (YPM 1860), cuyo foramen carotideo abre medialmente al proceso basipterigoideo y, por lo tanto, no se observa en vista lateral del neurocráneo.

### Prosauropoda

Los prosaurópodos son sauropodomorfos de tamaño medio a grande del Triásico y Jurásico de todos los continentes (Galton y Upchurch, 2004 y referencias allí citadas).

La morfología del neurocráneo ha sido descrita en detalle para varios taxones incluyendo *Plateosaurus* del Jurásico de Europa (e.g., Galton, 1984, 1985) y *Adeopapposaurus* (Martínez, 2009) del Jurásico Inferior de Argentina (Fig. 8).

El neurocráneo es más largo que ancho y el basicráneo es sumamente bajo (Fig. 8.3). La región anterior del neurocráneo no se preserva en la mayoría de los especímenes y el orbitoesfenoides se conoce solo en *Massospondylus* y *Plateosaurus* (Galton y Upchurch, 2004). En el occiput, el supraoccipital está levemente inclinado. El proceso paraoccipital es sólido y está lateralmente proyectado y formado solo por el opistótico, como se observa en *Adeopapposaurus* (PVSJ 610; Fig. 8.1). La participación del frontal en el margen dorsal de la órbita es variable, aunque es generalmente amplia. El frontal está excluido de la fosa supratemporal en todos los saurópodos excepto en *Plateosaurus* y *Sellosaurus* (Galton y Upchurch, 2004). La sutura interparietal es reconocible en la mayoría de los casos (Fig. 8.2).

En el basicráneo el tubérculo basal es corto y poco marcado y el proceso basipterigoideo es relativamente más largo y divergente de la línea media. El proceso cultriforme tiene forma de varilla y se proyecta horizontalmente. El *preotic pendant* no conforma una estructura en forma de cresta sino que está pobremente desarrollado como una pequeña protuberancia triangular. El foramen de la carótida interna se observa en vista lateral (Fig. 8.3). No hay recesos neumáticos bien desarrollados, excepto por la presencia de una depresión medial en la cara ventral del basicráneo, remanente del sistema de Eustaquio medio.

En el piso de la cavidad endocraneana puede haber un foramen basilar (e.g., *Plateosaurus*, MB.R. 4396) y una eminencia medular (e.g., *Plateosaurus*, Huene, 1908; *Adeopapposaurus*, PVSJ-568; Fig. 8.4), mientras que en *Plateosaurus* (SMNS F.65) un receso flocular pequeño pero bien marcado abre sobre la cara anterior de la eminencia vestibular.

### DISCUSIÓN

Relativamente pocos caracteres neurocraneanos son utilizados en las diagnósis de dinosaurios, si bien es una tendencia que va en aumento sobre todo gracias al uso de nuevas tecnologías, como las tomografías computadas. En el caso particular de los terópodos, los análisis filogenéticos de caracteres neurocraneanos muestran además que

TABLA 1 - Principales diferencias neuroanatómicas entre los dos clados de Saurischia.

Theropoda	Sauropoda
Región supratemporal del neurocráneo anteroposteriormente alargada.	Región supratemporal del neurocráneo anteroposteriormente acortada (Wilson y Sereno, 1998).
Fosas supratemporales visibles en vista dorsal (excepto en carcarodontosáuridos).	Fosa supratemporal ampliamente expuesta lateralmente (Wilson y Sereno, 1998).
Eje mayor de la fenestra supratemporal orientado anteroposteriormente u oblicuamente pero no transversalmente.	Eje mayor de la fenestra supratemporal orientado transversalmente (excepto en Shunosaurus) (Wilson y Sereno, 1998).
Frontal participa de la formación de la fosa supratemporal.	Frontal excluido de la formación de la fosa supratemporal (Omeisaurus + Neosauropoda) (Wilson y Sereno, 1998).
El proceso paraoccipital se proyecta posterolateralmente y no transversalmente (excepto en ornitómidos y oviraptóridos).	Región occipital plana con procesos paraoccipitales transversales. Presencia de un contacto basiesfenoides-cuadrado (Wilson, 2002).
Sutura interfrontal puede ser visible en adultos.	Fusión de los frontales en el adulto (Wilson, 2002).
Frontal más largo que ancho.	Frontal más ancho que largo (Wilson, 2002).
Ausencia de foramen postparietal.	Presencia de un foramen postparietal (Wilson, 2002).
El ancho transversal de la barra sagital separando las fosas supratemporales nunca es mayor que el largo del parietal.	Barra sagital separando las fosas supratemporales más desarrollada transversalmente que anteroposteriormente (Wilson, 2002).
Desarrollo dorsal del supraoccipital supera la altura del foramen magno.	Desarrollo dorsal del supraoccipital no supera la altura del foramen magno (Wilson, 2002).
Caja basicraneana elongada anteroposteriormente (excepto en espinosáuridos).	Caja basicraneana corta anteroposteriormente (extremadamente corta en titanosáuridos).
Procesos basipterigoideos cortos y divergentes (paralelos en algunos casos).	Procesos basipterigoideos largos y paralelos (Wilson, 2002).
Procesos basipterigoideos forman un ángulo mayor a 45° con el techo craneano.	Procesos basipterigoideos que forman un ángulo de aproximadamente 45° con el techo del cráneo (Wilson, 2002).
Presencia de un receso flocular bien desarrollado.	Ausencia de receso flocular. <sup>1</sup>
Piso de la fosa medular convexo.	Piso de la fosa medular plano.
Dorsum sellae bajo, formado solo por el basiesfenoides (excepto en algunos Coelophysoidea).	Dorsum sellae alto, formado por basiesfenoides y lateroesfenoides (este emite una proyección medial que toca su contraparte sobre la línea media).
Ausencia de "pilares" en las paredes internas del neurocráneo, que son delgadas y no presentan un surco entre el proótico y el lateroesfenoides.	El lateroesfenoides puede desarrollar medialmente un refuerzo ("pilar") de la pared del neurocráneo, marcadamente separado del proótico.
Cavidad endocraneana axialmente alargada y transversalmente comprimida.	Cavidad endocraneana globosa, baja y transversalmente ancha.
Lateroesfenoides con procesos postorbitales transversos (Chatterjee, 1993).	Lateroesfenoides con procesos postorbitales (= crista antótica) proyectados posterolateralmente.
Desarrollo de recesos neumáticos timpánicos.	Ausencia de recesos neumáticos timpánicos.
La carótida interna penetra la fosa pituitaria a través de un único foramen o dos forámenes.	La carótida interna penetra la fosa pituitaria a través de forámenes separados.
Foramen metótico pequeño y circular, visible en vista posterior del neurocráneo, separado del receso columelar por la crista tuberalis (excepto coelofisoideos y espinosáuridos).	Foramen metótico grande y en forma de ojo. Abre sobre la cara lateral del neurocráneo, en cercanías de la fenestra ovalis.
Rama oftálmica (V <sub>1</sub> ) puede estar separada.	Rama oftálmica raramente separada.
La denominada "crista tuberalis" generalmente bien desarrollada por delante del foramen metótico, separando las caras lateral y posterior del neurocráneo.*	La denominada "crista tuberalis" desarrollada posteriormente al foramen metótico.*
Cavidad del tracto olfatorio larga.	Cavidad del tracto olfatorio corta, casi inexistente.
Fosa pituitaria longitudinalmente corta, globosa y proyectada ventralmente.	Fosa pituitaria larga, tubular y proyectada posteroventralmente.

<sup>1</sup> con la excepción de Spinophorosaurus (Knoll et al., 2012), Nigersaurus (Sereno et al., 2007), rebaquisaurido indet. MMCH-PV 63 (Paulina Carabajal et al., 2013) y Dicraeosaurus (Janensch, 1935-36).

\*ver Säve-Söderbergh (1947), definición crista tuberalis/crista interfenestralis en reptiles actuales.



esta parte del cráneo no es tan conservadora como se creía (Rauhut, 2007; Paulina Carabajal, 2009). En la mayoría de los casos, el neurocráneo exhibe un mosaico de caracteres primitivos y derivados; cuando estos caracteres se analizan en forma aislada (*e.g.*, número de forámenes para en NC XII, separación de la rama oftálmica del Nervio Trigémico, o forma del proceso basipterigoideo) no son realmente informativos ya que no son propios de ningún taxón en particular. Sin embargo, distintos grupos de dinosaurios presentan caracteres neurocraneos particulares, de manera que el conjunto de determinadas características puede ser representativo a nivel familiar e incluso genérico. Más aún, es posible identificar un fragmento aislado de neurocráneo siempre y cuando se cuente con un conjunto mínimo de caracteres. En la mayoría de los casos, esto es posible si se cuenta, por ejemplo, con un techo craneano (parietal y/o frontal), una pared lateral (proótico/lateroesfenoides) o simplemente el basicráneo (basioccipital/basiesfenoides).

Los caracteres neurocraneos propios del clado Sauropoda (algunos de ellos sinapomorfías; ver Wilson y Sereno, 1998; Wilson, 2002) pueden verse junto con la situación antagónica para los Theropoda en la Tabla 1, sumando un total de 26 diferencias entre ambos grupos (Paulina Carabajal, 2009 y referencias allí citadas).

Finalmente, una serie de las características que muestran mayor variación y se deben considerar al afrontar el estudio de un neurocráneo son listadas a continuación.

**Características que se observan en el techo craneano.** Presencia/ausencia de ornamentación; orientación de la sutura frontoparietal (*e.g.*, transversal, en forma de V, frontales y parietales fusionados; modificado de Currie, 2003), engrosamiento de la sutura frontoparietal, grado de fusión de los parietales (Norell *et al.*, 2001), forma de la cresta nuchal (*e.g.*, transversal o en forma de V en vista dorsal; altura sobre el nivel del techo craneano, modificado de Coria y Currie, 2002a), presencia de un proceso dorsomedial y/o proceso posteromedial del parietal sobre el supraoccipital, largo del parietal con respecto al frontal, forma (triangular, cuadrangular) y longitud del frontal en relación a su ancho transversal, grado de participación del frontal en la bóveda orbitaria y en el margen orbitario, forma de la sutura fronto-nasal, profundidad de la fosa cerebral en la cara ventral del frontal, orientación de la fosa supratemporal, forma y orienta-

ción del margen anterior de la fosa supratemporal, longitud del frontal afectada por la fosa supratemporal, forma y desarrollo del proceso postorbital del frontal.

**Caracteres que se observan en las paredes del neurocráneo.**

Forma, profundidad y orientación del proceso paraoccipital, desarrollo de la *crista tuberalis*, forma, desarrollo y orientación del proceso postorbital del lateroesfenoides, participación del lateroesfenoides en la formación del foramen del NC V, desarrollo del *preotic pendant/crista prootica*, presencia de septo interorbitario calcificado, altura y grado de participación del supraoccipital en margen dorsal del foramen magno, forma y desarrollo relativo de la prominencia supraoccipital, forma, tamaño y ubicación relativa de los forámenes craneanos del I-VII y forámenes vasculares (*e.g.*, vena orbitocerebral, vena cerebral medial anterior).

**Caracteres que se observan en el basicráneo.** Presencia y desarrollo de recesos neumáticos, profundidad (desarrollo dorsoventral) del basioccipital, ubicación de la carótida interna y su relación con el receso timpánico lateral, forma del cóndilo occipital; ángulo occipitofrontal, forma y desarrollo del tubérculo basal, forma y orientación de los procesos basipterigoideos, distancia entre proceso basipterigoideo y tubérculo basal y forma de la caja basicraneana, forma y orientación del proceso cultriforme.

**Caracteres que se observan en el endocráneo.** Endocranealmente se pueden observar impresiones de los hemisferios cerebrales, tracto y bulbos olfatorios en la cara ventral del frontal, impresiones de elementos vasculares (incluido el foramen para la arteria basilar), presencia de eminencia medular, desarrollo y composición del *dorsum sellae*, presencia y desarrollo del receso flocular, forma y desarrollo de la fosa pituitaria, ingreso de los NC VI y las arterias carótidas a la fosa pituitaria; aspectos del oído interno cuando la eminencia vestibular está rota (laberinto y lagena).

## CONCLUSIONES

Las características neurocraneas que diferencian a los terópodos de los saurópodos son numerosas (sumando más de 20), observándose una mayor variabilidad de la morfología neurocraneana entre los primeros. En general los caracteres neurocraneos y endocraneos de dinosaurios pueden ser diagnósticos a nivel de familia o incluso inferior en los grupos mejor estudiados (*e.g.*, abelisáuridos, tirano-

sáuridos). Sin embargo, el neurocráneo está conformado por un mosaico de caracteres tanto conservadores como derivados, por lo que un cierto número de características son necesarias para identificar fragmentos de neurocráneo (*e.g.*, techo craneano, paredes laterales, o basicráneo). El potencial taxonómico y filogenético de los caracteres neurocraneanos está siendo testeado con resultados positivos; con este trabajo se espera incentivar tanto nuevas descripciones, como la inclusión de los caracteres neurocraneanos en los análisis filogenéticos.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio es parte de mi Tesis Doctoral dirigida por la Dra. Z. Gasparini, a quien le dedico este trabajo y este homenaje. Agradezco a todos los curadores que me permitieron estudiar material bajo su cuidado: C. Muñoz (MPCA), J. Canale (MMCH), L. Filippi (MAU), A. Kramarz (MACN), J. Powell (PVL), O. Alcober y R. Martínez (PVSJ), J. Calvo (CePALB), E. Ruigómez (MEF), A. Garrido (MCF), J. Gardner y B. Strilisky (TMP), D. Evans (ROM), P. J. Currie (Universidad de Alberta), D. Brinkman (YPM), M. Carrano (USNM), L. Chiappe (LACM), A. Milner (NHM), R. Allain (MNHN), D. Schwarz-Wings (MB.R), R. Schoch (SMNS), T. Kimura y Y. Takakuwa (GMNH) y M. Manabe (NSMPV). También quiero agradecer profundamente a mi Co-director de Tesis, P. J. Currie y a su esposa E. Koppelhus (Universidad de Alberta) por su constante apoyo a lo largo de mi carrera. J. Canale (MMCH) gentilmente compartió fotos del neurocráneo de *Allosaurus* y *C. saharicus*. Finalmente, agradezco enormemente a los revisores F. Knoll (Universidad de Manchester) y R. García (Universidad Nacional de Río Negro) cuyos comentarios y sugerencias mejoraron este manuscrito. Financiamiento parcial para este estudio fue otorgado por el Dinosaur Research Institute (a P. J. Currie), The Jurassic Foundation y PICT 2012/1425 (a A.P.C.).

## LISTA DE REFERENCIAS

- Allain, R. 2002. Discovery of megalosaur (Dinosauria, Theropoda) in the middle Bathonian of Normandy (France) and its implications for the phylogeny of basal Tetanurae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 548–563.
- Ali, F., Zelenitsky, D., Therrien, F. y Weishampel, D.B. 2008. Homology of the "ethmoid complex" of tyrannosaurids and its implications for the reconstruction of the olfactory apparatus of non-avian theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 123–133.
- Bakker, R., Williams, M. y Currie, P.J. 1988. *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceous of Montana. *Hunteria* 1: 1–30.
- Balanoff, A.M., Bever, G.S. e Ikejiri, T. 2010. The braincase of *Apatorosaurus* (Dinosauria, sauropoda) based on Computed Tomography of a new specimen with comments on variations and evolution in sauropod neuroanatomy. *American Novitates* 3677: 1–29.
- Baumel, J. y Witmer, L. 1993. Osteology. En: J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans, y J.C. Vanden (Eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cornell, p. 45–132.
- Bever, G.S., Brusatte, S.L., Carr, T.D., Xu, X., Balanoff, A.M. y Norell, M.A. 2013. The braincase anatomy of the Late Cretaceous dinosaur *Alioramus* (Theropoda: Tyrannosauroidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 376: 1–72.
- Bonaparte, J.F., Novas, F. y Coria, R. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Natural History Museum Contributions to Science* 416: 1–42.
- Breazile, J. 1979. Systema nervosum centrale. En: J. Baumel, A. King, A. Lucas, J. Breazile y H. Evans (Eds.), *NOMINA ANATOMICA AVIUM, an annotated anatomical dictionary of birds*. Academic Press, London, p. 417–472.
- Brochu, C. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus Rex*: Insights from a nearly complete Skeleton and High-Resolution Computed Tomographic Analysis of the Skull. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 7: 1–138.
- Brusatte, S.L. y Sereno, P.L. 2007. A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and revision of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 902–916.
- Brusatte, S.L., Chure, D.J., Benson, R.B.J. y Xu, X. 2010. The osteology of *Shaochilong maortuensis*, a carcharodontosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Asia. *Zootaxa* 2334: 1–46.
- Burnham, D.A. 2004. New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. En: P.J. Currie, E. Koppelhus, M.A. Shugar y J. Wright (Eds.), *The feathered dragons*. Indiana University Press, Bloomington, p. 67–111.
- Calvo, J.O. y Kellner, A.W. 2006. Description of a sauropod dinosaur braincase (Titanosauridae) from the Late Cretaceous Rio Colorado Subgroup, Patagonia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 78: 175–182.
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albion-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13–33.
- Carrano, M.T. y Sampson, S.D. 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 183–236.
- Cau, A., Dalla Vecchia, F.M. y Fabbri, M. 2012. Evidence of a new carcharodontosaurid from the Upper Cretaceous of Morocco. *Acta Paleontologica Polonica* 57: 661–665.
- Charig, A. y Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin Natural History Museum London (Geol)* 53: 11–70.
- Chatterjee, S. 1993. *Shuvosaurus*, a New Theropod. *National Geographic Research & Exploration* 9: 274–285.
- Chure, D.J. y Madsen, J.H. Jr. 1998. An unusual braincase (?*Stokesosaurus clevelandi*) from the Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry, Utah (Morrison Formation, Late Jurassic). *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 115–125.
- Coria, R.A. y Currie, P.J. 2002. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* from the Upper Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 802–811.
- Coria, R.A. y Currie, P.J. 2002b. Un gran terópodo celurosaurio en el Cretácico de Neuquén. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 39: 9R.
- Coria, R.A. y Currie, P.J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28: 71–118.
- Currie, P.J. 1985. Cranial anatomy of *Stenonychosaurus inequalis* (Saurischia, Theropoda) and its bearing on the origin of birds.

- Canadian Journal of Earth Sciences* 22: 1643–1658.
- Currie, P.J. 1987. Theropods of the Judith River Formation of Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. *Fourth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short papers*: 52–60.
- Currie, P.J. 1995. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15: 576–591.
- Currie, P.J. 1997. Braincase anatomy. En: P.J. Currie y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, New York, p. 81–83.
- Currie, P.J. 2003. Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontologica Polonica* 48: 191–226.
- Currie, P.J. y Carpenter, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas* 22: 207–246.
- Currie, P.J. y Zhao, X.L. 1993a. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2037–2081.
- Currie, P.J. y Zhao, X.L. 1993b. A new Troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Formation. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30: 2231–2247.
- de Beer, G. 1971. *The development of the vertebrate skull*. Oxford at the calendar Press, Oxford, 554 p.
- Dufeu, D.L. 2011. [The evolution of cranial pneumaticity in Archosauria: Patterns of paratympanic sinus development. Tesis Doctoral, Faculty of the College of Arts and Sciences of Ohio University, 175 p. Inédita.].
- Elzanowski, A. y Galton, P.M. 1991. Braincase of *Enaliornis*, and early Cretaceous bird from England. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 90–107.
- Evans, D.C. 2005. New evidence on brain-endocranial cavity relationships in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 617–622.
- Filippi, L.S. y Garrido, A.C. 2008. *Pitekunsaurus macayai* gen. et sp. nov., nuevo titanosaurio (Saurischia, Sauropoda) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana* 45: 575–590.
- Franzosa, J.W. y Rowe, T. 2005. Cranial endocast of the Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 859–864.
- Galton, P.M. 1984. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. I. Two complete skulls from Trossingen/Würt with comments on the diet. *Geologica et Palaeontologica* 18: 139–171.
- Galton, P.M. 1985. Cranial anatomy of the prosauropod dinosaur *Plateosaurus* from the Knollenmergel (Middle Keuper, Upper Triassic) of Germany. II. All the cranial material and details of soft-part anatomy. *Geologica et Palaeontologica* 19: 119–159.
- Galton, P.M. y Knoll, F. 2006. A saurischian dinosaur braincase from the Middle Jurassic (Bathonian) near Oxford, England: from the theropod *Megalosaurus* or the sauropod *Cetiosaurus*? *Geological Magazine* 43: 905–921.
- Galton, P. y Upchurch, P. 2004. Prosauropoda. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 232–258.
- García, R., Paulina Carabajal, A. y Salgado, L. 2008. Un nuevo basiocráneo de titanosaurio de la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), Provincia de Río Negro, Patagonia, Argentina. *Geobios* 41: 625–633.
- García, R., Salgado, L., Fernández, M.S., Cerda, I.A., Paulina Carabajal, A., Otero, A., Coria, R. y Fiorelli, L. 2015. Paleobiology of titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American record. *Ameghiniana* 52: 29–68.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Coria, R.A. 2007. *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Bloomington, Indianápolis, 374 p.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. En: K. Padian (Ed.), *The origin of birds and the evolution of flight*. Memoirs of the California Academy of Sciences, Number 8, California Academy of Sciences, San Francisco, p. 1–55.
- Gavrilov, K. 1959. Esqueleto. En: *Curso de anatomía y fisiología comparadas*, Universidad Nacional de Tucumán, Escuela Nacional de Ciencias Naturales, Tucumán, p. 223–302.
- Goodrich, E. 1958. *Studies on the structure and development of vertebrates*. Dover Publications, New York, 906 p.
- Gow, C.E. 1990. Morphology and growth of the *Massospondylus* braincase (Dinosauria, Prosauropoda). *Palaeontologica Africana* 27: 59–75.
- Gower, D.J. y Sennikov, A.G. 1996. Morphology and phylogenetic informativeness of early archosaur braincases. *Palaeontology* 39: 883–906.
- Gower, D.J. y Weber, E. 1998. The braincase of *Euparkeria*, and the evolutionary relationships of birds and crocodilians. *Biological Reviews* 73: 367–411.
- Harris, J.D. 2006. Cranial osteology of *Suuwassee emilieae* (Sauropoda: Diplodocoidea: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 88–102.
- Holtz, T.R. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology* 68: 1100–1117.
- Holtz, T.R. 2004. Tyrannosauroidae. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 111–136.
- Holliday, C.M. y Witmer, L.C. 2004. Anatomical domains within the heads of archosaurs and their relevance for functional interpretation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, Supplement 3: 71A.
- Hopson, J.A. 1979. Paleoneurology. En: C. Gans (Ed.), *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York, p. 39–146.
- Huene, F. von. 1907–8. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommenisse. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen, Supplement* 1: 1–419.
- Huene, F. von. 1914. Nachträge zur meinen früheren Beschreibungen triassischer Saurischia. *Geologische und Palaeontologische Abhandlungen* 13: 67–82.
- Huene, F. von. 1929. Los Saurisquios y Ornitisquios del Cretáceo argentino. *Anales del Museo de La Plata* 3: 1–196.
- Janensch, W. 1935–1936. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus* und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica Supplement* 7: 147–298.
- Kardong, K.V. 1999. *Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución*. McGraw-Hill Interamericana, Boston, 816 p.
- Knoll, F. y Schwarz-Wings, D. 2009. Paleoneuroanatomy of *Brachiosaurus*. *Annales de Paléontologie* 95: 165–175.
- Knoll, F., Buffetaut, E. y Bulow, M. 1999. A theropod braincase from the Jurassic of the Vaches Noires cliffs (Normandy, France): osteology and paleoneurology. *Bulletin de la Société Géologique*

- de France 170: 103–109.
- Knoll, F., Galton, P.M. y López-Antoñanzas, R. 2006. Paleoneurological evidence against a proboscis in the sauropod dinosaur *Diplodocus*. *Geobios* 39: 215–221.
- Knoll, F., Witmer, L.M., Ortega, F., Ridgely, R.C. y Schwarz-Wings, D. 2012. The braincase of the basal sauropod dinosaur *Spinophorosaurus* and 3D reconstructions of the cranial endocast and inner ear. *PLoS ONE*. Doi:10.1371/journal.pone.0030060.
- Kurzanov, S.M. 1976. [Braincase structure in the carnosaur *Itemirus* n.gen. and some aspects of the cranial anatomy of dinosaurs]. *Paleontologicheskii Zhurnal* 3: 127–137. [en ruso].
- Kurzanov, S.M. 1985. [The skull structure of the dinosaur *Avimimus*]. *Paleontologicheskii Zhurnal* 4: 81–89. [en ruso].
- Lautenschlager, S., Rayfield, E.J., Altangerel, P., Zanno, L.E. y Witmer, L.M. 2012. The endocranial anatomy of Therizinosauria and its implications for sensory and cognitive function. *PLoS ONE*. Doi:10.1371/journal.pone.0052289.
- Madsen, J. Jr. y Welles, S. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology. *Utah Department of Natural Resources, Miscellaneous publication* 2: 1–80.
- Makovicky, P.J. y Norell, M.A. 1998. A partial ornithomimid braincase from Ukhaa Tolgod (Upper Cretaceous, Mongolia). *American Museum Novitates* 3247: 1–16.
- Makovicky, P.J. y Norell, M.A. 2004. Troodontidae. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 184–195.
- Makovicky, P.J., Norell, M.A., Clark, J.M. y Rowe, T. 2003. Osteology and relationships of *Byronosaurus jaffei* (Theropoda: Troodontidae). *American Museum Novitates* 3402: 1–32.
- Martínez, R.N. 2009. *Adeopapposaurus mognai* gen. et sp. nov. (Dinosauria: Sauropodomorpha) with comments on adaptation of basal Sauropodomorpha. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 142–164.
- Norell, M.A., Clark, J.M. y Makovicky, P.J. 2001. Phylogenetic relationships among coelurosaurian theropods. En: J. Gauthier y L.F. Gall (Eds.), *New perspectives on the origin and Early Evolution of Birds*. Yale University Press, New Haven, p. 49–67.
- Norell, M.A., Makovicky, P.J. y Clark, J.M. 2004. The braincase of *Velociraptor*. En: P.J. Currie, E. Koppelhus, M.A. Shugar y J. Wright (Eds.), *The feathered dragons*. Indiana University Press, Bloomington, p. 133–143.
- Novas, F.E. 2009. *The Age of Dinosaurs in South America*. Indiana University Press, Bloomington, 480 p.
- Osborn, H.F. 1912. Crania of *Tyrannosaurus* and *Allosaurus*. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1: 1–30.
- Osmólska, H., Currie, P.J. y Barsbold, R. 2004. Oviraptorosauria. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 165–183.
- Osmólska, H., Roniewicz, E. y Barsbold, R. 1972. A new dinosaur *Gallimimus bullatus*, n. gen. n. sp. (Ornithomimidae) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica* 27: 103–143.
- Paulina Carabajal, A. 2009. [El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina. Osteología y sus implicancias filogenéticas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 540 p. Inédita.].
- Paulina Carabajal, A. 2011a. The braincase anatomy of *Carnotaurus sastrei* (Theropoda: Abelisauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 378–386.
- Paulina Carabajal, A. 2011b. Braincases of abelisaurid theropods from the upper Cretaceous of north Patagonia. *Palaeontology* 54: 793–806.
- Paulina Carabajal, A. 2012. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. *The Anatomical Record* 295: 2141–2156.
- Paulina Carabajal, A. y Calvo, J.O. 2015. Nueva información sobre la neuroanatomía del saurópodo *Limaysaurus* basada en Tomografías computadas. *5º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Colonia del Sacramento), *Actas*: 30.
- Paulina Carabajal, A. y Canale, J.I. 2010. Cranial endocast of the carcharodontosaurid theropod *Giganotosaurus carolinii*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 258: 249–256.
- Paulina Carabajal, A. y Coria, R. 2015. An unusual theropod frontal from North Patagonia. *Alcheringa*. Doi:10.1080/03115518.2015.1042275
- Paulina Carabajal, A. y Currie, P.J. 2012. New information on the braincase and endocast of *Sinraptor dongi* (Theropoda: Allosauroidae): Ethmoidal region, endocranial anatomy and pneumaticity. *Vertebrata Palasiatica* 50: 85–101.
- Paulina Carabajal, A. y Salgado L. 2007. El basicráneo de un titanosaurio (Dinosauria, Sauropoda) del Cretácico Superior del norte de Patagonia: descripción y aportes al conocimiento del oído interno de los dinosaurios. *Ameghiniana* 44: 109–120.
- Paulina Carabajal, A., Carballido J. y Currie, P.J. 2014. Braincase, neuroanatomy and neck posture of *Amargosaurus cazaui* (Sauropoda: Dicraeosauridae) and its implications for understanding head posture in sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 870–882.
- Paulina Carabajal, A., Coria, R.A. y Chiappe, L.M. 2008. An incomplete Late Cretaceous braincase (Sauropoda: Titanosauria): New insights about the dinosaurian inner ear and endocranium. *Cretaceous Research* 29: 643–648.
- Paulina Carabajal, A., Ezcurra, M.D. y Novas, F.E. 2015. New information on the braincase and endocranial morphology of the late Triassic theropod *Zupaysaurus rougieri* using CT scans. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 52: R32.
- Paulina Carabajal, A., Haluza, A. y Canale, J.I. 2013. New rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) skull remains from Candeleros Formation (Cenomanian), Neuquén Province, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 50: R27.
- Powell, J.E. 2003. Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1–173.
- Raath, M.A. 1977. [The anatomy of the Triassic theropod *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology. Tesis Doctoral, Rhodes University, Grahamstown, Sud Africa, 233 p. Inédita.].
- Raath, M.A. 1985. The theropod *Syntarsus* and its bearing on the origin of birds. En: M. K. Hetch, J. H. Ostrom, G. Viohl y P. Wellnhofer (Eds.), *The beginnings of birds*. Freunde des Jura-Museums, Eichstatt, p. 219–227.
- Rauhut, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Paleontology* 69: 1–213.
- Rauhut, O.W.M. 2004. Braincase structure of the Middle Jurassic theropod dinosaur *Piatnitzkysaurus*. *Canadian Journal of Earth Sciences* 41: 1109–1122.
- Rauhut, O.W.M. 2007. The myth of the conservative character: braincase characters in theropod phylogenies. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften* 23: 51–54.
- Rogers, S.W. 1998. Exploring dinosaur neuropaleobiology: Computed Tomography scanning and analysis of an *Allosaurus fragilis* endocast. *Neuron* 21: 673–679.
- Romer, A.S. 1968. *Notes and Comments on Vertebrate Paleontology*.



- University of Chicago Press, Chicago, 304 p.
- Romer, A.S. 1970. *The vertebrate body*. W. B Saunders Company, Philadelphia, 601 p.
- Romer, A.S. 1975. *Osteology of the reptiles*. The University of Chicago press, Chicago, 772 p.
- Russell, D.A. 1970. *Tyrannosaurus* from the Late Cretaceous of Western Canada. *National Museum of Natural Science Publications in Palaeontology* 1: 1–34.
- Säve-Söderbergh, G. 1947. Notes on the brain-case in *Sphenodon* and certain Lacertilia. *Zoologiska Bidrag från Uppsala* 25: 489–516.
- Salgado, L. y Calvo, J.O. 1992. Cranial osteology of *Amargasaurus cazaui* Salgado & Bonaparte (Sauropoda, Dicraeosauridae) from the Neocomian of Patagonia. *Ameghiniana* 29: 337–346.
- Sampson, S.D. y Witmer, L.M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 8, Supplement 2: 32–102.
- Sanders, K.R. y Smith D.K. 2005. The endocranium of the theropod dinosaur *Ceratosaurus* studied with computed tomography. *Acta Palaeontologica Polonica* 50: 601–616.
- Sedlmayr, J.C. 2002. [Anatomy, evolution, and functional significance of cephalic vasculature in Archosauria. Tesis Doctoral, Ohio University, USA, 398 p. Inédita.].
- Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O. y Rowe, T. A. 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS ONE*. Doi:10.1371/journal.pone.0001230.
- Snively, E. y Russell, A.P. 2007. Functional variation of neck muscles and their relation to feeding style in Tyrannosauridae and other large theropod dinosaurs. *The Anatomical Record* 290: 934–957.
- Sues, H.-D., Averianov, A., Ridgely, R.C. y Witmer, L.M. 2015. Titanosauria (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous (Turonian) Bissekty Formation of Uzbekistan. *Journal of Vertebrate Paleontology*. Doi:10.1080/02724634.2014.889145
- Sues, H.-D., Frey, E., Martill, D.M. y Scott, D.M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 535–547.
- Taquet, P. y Welles, S.P. 1977. Redescription du crane de dinosaure Theropode de dives (Normandie). *Annales de Paleontologie (vertebres)* 63: 191–206.
- Thomas, D.A. 2015. The cranial anatomy of *Tenontosaurus tilletti* Ostrom, 1970 (Dinosauria, Ornithopoda). *Palaeontologia Electronica* 18.2.37A: 1–99.
- Tidwell, V. y Carpenter, K. 2003. Braincase of an Early Cretaceous titanosauriform sauropod from Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 176–180.
- Tykoski, R.S. 1998. [The osteology of *Syntarsus kayentakatae* and its implications for ceratosaurid phylogeny. Tesis de Maestría, University of Texas, Austin, 217 p. Inédita.].
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 124: 43–103.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. y Dodson, P. 2004. Sauropoda. En: D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska (Eds.), *The Dinosauria*. University of California Press, Berkeley, p. 259–322.
- Welles, S.P. 1984. *Dilophosaurus wetherilli* (Dinosauria, Theropoda): Osteology and comparisons. *Palaeontographica Abteilung A* 185: 85–180.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136: 217–276.
- Wilson, J.A. y Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir* 5, supplement: 1–68.
- Witmer, L.M. 1997. Craniofacial air sinus system. En: P.J. Currie y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, New York, p. 151–159.
- Witmer, L.M. y Ridgely, R.C. 2009. New insights into the brain, braincase, and ear region of *Tyrannosaurs* (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. *The Anatomical Record* 292: 1266–1296.
- Witmer, L.M., Chatterjee, S. Franzosa, J. y Rowe, T. 2003. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behavior. *Nature* 425: 950–953.
- Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeu, D.L. y Semones, C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. En: H. Endo y R. Frey (Eds.), *Anatomical Imaging: Towards a New Morphology*. Springer, Tokyo, p. 67–87.
- Xing, L., Paulina Carabajal, A., Currie, P.J., Xu, X., Dong, Z. y Burns, M. 2014. Braincase anatomy of the basal theropod *Sinosaurus*, from the lower Jurassic of China, studied using CT scans. *Acta Geologica Sinica* 88: 1653–1664.
- Zheng, Z. 1996. [Cranial anatomy of *Shunosaurus* and *Camarasaurus* (Dinosauria: Sauropoda) and the phylogeny of the Sauropoda. Tesis Doctoral, Graduate Faculty of Texas, Tech University, 208 p. Inédita.].

Recibido: 15 de junio de 2015

Aceptado: 14 de agosto de 2015

## ANEXO 1 - Lista de taxones de Saurischia con neurocráneo estudiados.

<i>Taxón</i>	<i>Edad y procedencia</i>	<i>Espécimen</i>	<i>Descripción</i>
<i>Theropoda basales</i>			
<i>Abelisaurus comahuensis</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MPCA 11.098</i>	<i>cráneo</i>
<i>Acrocanthosaurus sp.</i>	<i>Cretácico, EE.UU.</i>	<i>(OMNH 10146)</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Allosaurus fragilis</i>	<i>Jurásico Superior, USA</i>	<i>UUVP 5961</i>	<i>neurocráneo*</i>
		<i>USNM 544100</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Aucasaurus garridoi</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MCF-PVPH 236</i>	<i>neurocráneo<sup>i</sup></i>
<i>Baryonyx walkeri</i>	<i>Cretácico Inferior, Europa</i>	<i>BMNH R9951</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Carcharodontosaurus saharicus</i>	<i>Cretácico Superior, África</i>	<i>SGM-Din 1</i>	<i>neurocráneo*</i>
<i>Carnotaurus sastrei</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MACN-CH 894</i>	<i>cráneo</i>
<i>Ceratosaurus nasicornis</i>	<i>Jurásico Superior, EE.UU.</i>	<i>(MWC 1)</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Ekrixinatosaurus novasi</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MUCPV 294</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Eoabelisaurus</i>	<i>Jurásico Medio, Argentina</i>	<i>MPEF PV 3990</i>	<i>cráneo</i>
<i>Giganotosaurus</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MUCPV-CH 1</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Herrerasaurus ischigualastensis</i>	<i>Triásico Superior, Argentina</i>	<i>PVSI 407</i>	<i>cráneo</i>
<i>Ilokelesiaaguada grandensis</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MCF-PVPH 35</i>	<i>basioccipital</i>
<i>Irritator challengeri</i>	<i>Cretácico Inferior, Brasil</i>	<i>SMNS 58022</i>	<i>cráneo</i>
<i>Majungasaurus crenatissimus</i>	<i>Cretácico Superior, Madagascar</i>	<i>(FMNH-PR 2100)</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Piatnitzkysaurus floresi</i>	<i>Jurásico Medio, Argentina</i>	<i>PVL 4073</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Piveteausaurus divensis</i>	<i>Jurásico Medio, Francia</i>	<i>MNHN 1920-7</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Dubreuillosaurus valesdunensis</i>	<i>Jurásico Medio, Francia</i>	<i>MNHN 1998.13</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Sinosaurus triassicus</i>	<i>Jurásico Inferior, China</i>	<i>ZLJT01</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Sinraptor dongi</i>	<i>Jurásico Superior, China</i>	<i>IVPP 10600</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Zupaysaurus rougieri</i>	<i>Triásico Superior, Argentina</i>	<i>PULR 076</i>	<i>cráneo</i>
<i>Coelurosauria</i>			
<i>Albertosaurus sp.</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>TMP 81.10.1</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>TMP 86.64.01</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>ROM 1247</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Daspletosaurus sp.</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>TMP 85.62.1</i>	<i>cráneo</i>
		<i>TMP 2001.36.01</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Dromaeosaurus</i>		<i>(AMNH 5356)</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Epichirostenotes curriei</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>ROM 43250</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Gorgosaurus libratus</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>MOR 557</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>TMP 94.12.602</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>(ICM2001.89.1)</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Ornithomimidae indet.</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>UALVP 3992.6</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Struthiomimus sp.</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>TMP 90.26.01</i>	<i>cráneo</i>
<i>Tarbosaurus baatar</i>	<i>Cretácico Superior, Mongolia</i>	<i>PJC 2005.07</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>PJC 2005.17</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>PJC 2000.9</i>	<i>neurocráneo</i>

ANEXO 1 - Continuación.

<i>Taxón</i>	<i>Edad y procedencia</i>	<i>Espécimen</i>	<i>Descripción</i>
<i>Troodon sp.</i>	<i>Cretácico Superior, Canadá</i>	<i>TMP 1.14.89</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>TMP 93.137.1</i>	<i>exoccipital der</i>
		<i>TMP 86.36.457</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>TPM 79.08.01</i>	<i>techo craneano</i>
		<i>TMP 82.19.23</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>TMP 82.16.124</i>	<i>techo craneano</i>
<i>Tyrannosaurus rex</i>	<i>Cretácico Superior, EE.UU.</i>	<i>LACM 150167</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>TMP 81.09.01</i>	<i>techo craneano</i>
		<i>RSM 2523.8</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Velociraptor mongoliensis</i>	<i>Cretácico Superior, Mongolia</i>	<i>GIN 100/25</i>	<i>cráneo</i>
<i>Prosauropoda</i>			
<i>Adeopapposaurus mognai</i>	<i>Jurásico Inferior, Argentina</i>	<i>PVSJ 568</i>	<i>neurocráneo <sup>i</sup></i>
		<i>PVSJ 610</i>	<i>cráneo</i>
<i>Plateosaurus engelhardti</i>	<i>Triásico, Europa</i>	<i>MB.R 1937</i>	<i>cráneo</i>
		<i>MB.R 4396</i>	<i>basicráneo</i>
<i>Plateosaurus sp.</i>	<i>Triásico, Europa</i>	<i>SMNS F.65</i>	<i>basicráneo</i>
<i>Plateosaurus erlengeriensis</i>	<i>Triásico, Europa</i>	<i>SMNS 6014</i>	<i>basicráneo</i>
<i>Sauropoda</i>			
<i>Amargasaurus cazaui</i>	<i>Cretácico Inferior, Argentina</i>	<i>MACN-N 15</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Antarctosaurus wichmannianus</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MACN 6904</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Apatosaurus agax</i>	<i>Jurásico Superior, EE.UU.</i>	<i>YPM 1860</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Bonatitan reigi</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MACN 821</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>MACN1061</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Camarasaurus grandis</i>	<i>Jurásico, EE.UU.</i>	<i>YPM 1243</i>	<i>techo craneano</i>
		<i>YPM 1225</i>	<i>basicráneo</i>
		<i>YPM 1912</i>	<i>exoccipital</i>
		<i>GMNH-PV 101</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Diplodocus longus</i>	<i>Jurásico Superior, EE.UU.</i>	<i>USNM V 2673</i>	<i>cráneo</i>
<i>Giraffatitan brancai</i>	<i>Jurásico Superior, África</i>	<i>MB.R 2223.1</i>	<i>cráneo</i>
<i>Limaysaurus</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MUCPv-205</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Narambuenatitan</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MAU-Pv-N-425</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Rebbachisauridae indet.</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MMCH-PV 63</i>	<i>neurocráneo <sup>i</sup></i>
<i>Saltasaurus loricatus</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>PVL 4017.162</i>	<i>neurocráneo</i>
		<i>PVL 4017.161</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Titanosauridae indet.</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MGPIFD-GR 118</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Titanosauridae indet.</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MCF-PVPH 765</i>	<i>neurocráneo <sup>i</sup></i>
<i>Titanosauridae indet.</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MML-194</i>	<i>neurocráneo</i>
<i>Titanosauridae indet.</i>	<i>Cretácico Superior, Argentina</i>	<i>MPCA-PV-80</i>	<i>basicráneo</i>

() indica calco; <sup>i</sup> incompleto; \*fotografías

ANEXO 2 - Tabla de sinónimos encontrados en la literatura neurocraneana de dinosaurios.

<b>Término en castellano</b>	<b>Término en inglés/sinónimos</b>	<b>Referencias</b>
<b>ala posterolateral del parietal</b>	<i>parietal alae</i>	Carrano y Sampson, 2008
	<i>parietal spur</i>	Osborn, 1912
<b>complejo exoccipital-opistótico</b>	<i>otoccipital</i>	Sues et al., 2002; Sampson y Witmer, 2007
<b>complejo paraesfenoides-basiesfenoides</b>	<i>parabasisphenoid</i>	Gower y Weber, 1998
<b>cresta nuchal</b>	<i>nuchal crest</i>	Elzanowski y Galton, 1991
	<i>transversal crest</i>	Charig y Milner, 1997
	<i>transversal parietal crest</i>	Welles, 1984
<b>cresta otosfenoidal</b>	<i>otosphenoidal crest</i>	Currie, 1985; Currie y Zhao, 1993a,b
<b>cresta preotica</b>	<i>ala basisphenoidalis</i>	Chure y Madsen, 1998; Rauhut, 2004
	<i>crista prootica</i>	Chure y Madsen 1998; Madsen y Welles, 2000; Brochu, 2003
	<i>preotic pendant</i>	Madsen y Welles, 2000
	<i>aliform process</i>	Allain, 2002
<b>crista antotica</b>	<i>crista antotica</i>	Powell, 2003
	<i>capitate process</i>	Knoll et al., 2012
<b>crista tuberalis</b>	<i>crista tuberalis</i>	Sampson y Witmer, 2007
	<i>metotic strut</i>	Currie, 1997
	<i>ventral ramus of opisthotic</i>	Gower y Weber, 1998
	<i>crista metotica</i>	Rauhut, 2004
	<i>metotic process</i>	Gower y Weber, 1998
<b>eminencia medular</b>	<i>eminencia medullaris</i>	Huene 1907-8; Madsen y Welles, 2000
<b>eminencia vestibular</b>	<i>eminencia vestibularis</i>	Elzanowski y Galton, 1991
	<i>vestibular eminence</i>	Currie y Zhao, 1993b
	<i>vestibular pyramid</i>	Makovicky y Norell, 1998
<b>fenestra/ventana oval</b>	<i>fenestra vestibuli</i>	NAA, 1993
	<i>fenestra ovalis/vestibularis</i>	Currie, 1995, 1997
	<i>vestibular foramen</i>	Madsen y Welles, 2000
<b>fenestra pseudorotunda</b>	<i>fenestra pseudorotunda</i>	Gower y Weber, 1998
	<i>fenestra rotunda*</i>	Kurzanov, 1976
<b>fenestra pituitaria/hipofiseal</b>	<i>hypophyseal fenestra</i>	Tidwell y Carpenter, 2003
<b>foramen metótico</b>	<i>metotic fissure</i>	Gower y Weber, 1998; Madsen y Welles, 2000
	<i>foramenvagi</i>	NAA, 1993
	<i>foramen lacerum</i>	Huene, 1907-8
<b>foramen V<sub>1</sub></b>	<i>foramen n. optalmici</i>	NAA, 1993
	<i>foramen ramiprofundum V</i>	NAA, 1993
<b>fosa medular</b>	<i>medullar fossa</i>	NAA, 1993
	<i>fossa medullae oblongatae</i>	Elzanowski y Galton, 1991
<b>fosa mesencefálica</b>	<i>fossa mesencephalica</i>	NAA, 1993
	<i>fossacranii media</i>	Currie y Zhao, 1993a
<b>fosa pituitaria</b>	<i>pituitary fossa</i>	Romer, 1976
	<i>(fossa hypophysialis)</i>	Elzanowski y Galton, 1991; Hopson, 1979; Welles, 1984
	<i>sella turcica</i>	Gower y Weber, 1998
	<i>hypophyseal (pituitary) fossa/pit</i>	Huene, 1914
<b>fosa tectal</b>	<i>tectal fossa</i>	Currie y Zhao, 1993a
	<i>fossa tecti mesencephali</i>	Elzanowski y Galton, 1991
<b>lagena</b>	<i>cóclea*</i>	
<b>lámina basituberal</b>	<i>basituberal web</i>	Bakker et al., 1988
<b>lateroesfenoides</b>	<i>aliesfenoides*</i>	Huene, 1907-8
<b>neurocráneo/caja craneana</b>	<i>braincase</i>	Currie, 1997; Filippi y Garrido, 2008
<b>proceso cultriforme</b>	<i>cultriform process</i>	Romer, 1976; Welles, 1984; Gower y Senikov, 1996
	<i>basisphenoidal rostrum</i>	Madsen y Welles, 2000
	<i>rostrum parasphenoidale</i>	NAA, 1993
	<i>parasphenoid rostrum</i>	Gower, 1990; Brochu, 2003



ANEXO 2 - Continuación.

<i>Término en castellano</i>	<i>Término en inglés/sinónimos</i>	<i>Referencias</i>
<b>proceso basipterigoideo</b>	<i>pro. basipterygoideus</i>	NAA, 1993
	<i>basipterigoid process</i>	Huene, 1914; Romer, 1976; Gower, 1990; Charig y Milner, 1997
	<i>basipterigoid process of basisphenoid</i>	Huene, 1907
<b>proceso paraoccipital</b>	<i>paroccipital process</i>	Charig y Milner, 1997; Gower y Weber, 1998
	<i>proc. occipitalis lateralis</i>	NAA, 1993
	<i>exoccipital process</i>	Huene, 1907
<b>proceso postorbital del lateroesfenoides</b>	<i>proc. postorbitalis</i>	NAA, 1993
	<i>capitate process</i>	Galton y Knoll, 2006; Thomas, 2015
<b>receso basiesfenoidal</b>	<i>basisphenoidal recess</i>	Witmer, 1997
	<i>basisphenoid sinus</i>	Huene, 1914; Russell, 1970; Welles, 1984
	<i>sinus sphenoidien</i>	Taquet y Welles, 1977
	<i>basioccipital-basiesphenoid fossa</i>	Gower y Weber, 1998
	<i>basisphenoidal depression</i>	Currie y Zhao, 1993a
	<i>median pharyngealsinus</i>	Dufeu, 2011
<b>receso columelar</b>	<i>external otic recess</i>	Witmer, 1997; Brochu, 2003
	<i>recessus stapedialis*</i>	Sampson y Witmer, 2007
	<i>recessus columellae</i>	NAA, 1993
	<i>columelar recess</i>	Witmer y Ridgely, 2009
	<i>"ventana oval" (erróneo)</i>	en numerosas ilustraciones
<b>receso/fosa flocular</b>	<i>auricular fossa</i>	Elzanowski y Galton, 1991
	<i>auricular/flocular recess</i>	Gower, 1990; Gower y Weber, 1998; Chatterjee, 1993
	<i>fovea hemispherii cerebellii</i>	Currie y Zhao, 1993b
	<i>recessus interacusticus</i>	Kurzanov, 1976
	<i>subarcuate fossa*</i>	
<b>receso/bolsillo paracondilar</b>	<i>paracondylar pocket</i>	Witmer, 1997
<b>receso/bolsillo subcondilar</b>	<i>subcondilar pocket</i>	Witmer, 1997
<b>receso subselar</b>	<i>subsellar recess</i>	Witmer, 1997
	<i>subsellar sinus</i>	Dufeu, 2011
<b>receso timpánico lateral</b>	<i>lateral/ anterior tympanic recess</i>	Witmer, 1997
	<i>basisphenoidal recess</i>	Huene, 1914; Russell, 1970; Taquet y Welles, 1977; Madsen y Welles, 2000
<b>receso timpánico caudal</b>	<i>caudal tympanic recess</i>	Witmer, 1997
	<i>posterior tympanic recess</i>	Norell et al., 2001
<b>surco columelar</b>	<i>stapedial groove*</i>	Brusatte y Sereno, 2007
<b>tubérculo basal</b>	<i>basal tubera</i>	Currie, 1995; Witmer, 1997
	<i>tuberculum basilare</i>	NAA, 1993
	<i>basioccipital tuber</i>	Huene, 1907-8, 1914
	<i>tuberous processes</i>	Welles, 1984
	<i>sphenoccipital tubercles</i>	Kurzanov, 1985
	<i>mamillary process*</i>	Raath, 1985
<b>vena cerebral medial caudal</b>	<i>caudal middle cerebral vein post. canal</i>	Witmer y Ridgely, 2009
	<i>of middle cerebral vein</i>	Kurzanov, 1976
<b>vena cerebral medial anterior</b>	<i>anterior middle cerebral vein</i>	Witmer y Ridgely, 2009
	<i>vena cerebialis media</i>	Galton, 1985
	<i>anterior canal of middle cerebral vein</i>	Kurzanov, 1976
<b>vena cerebral dorsal de la cabeza</b>	<i>dorsal head vein</i>	Sampson y Witmer, 2007
	<i>vena capitis dorsalis</i>	Sampson y Witmer, 2007
<b>ventana interorbitaria</b>	<i>fonticulus interorbitalis</i>	Sampson y Witmer, 2007

\* Término utilizado en anatomía craneana de mamíferos  
(NAA): Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium (Baumel et al., 1993).

# THE ALLIGATOROIDEA OF ARGENTINA: AN UPDATE OF ITS FOSSIL RECORD

PAULA BONA<sup>1</sup> AND FRANCISCO BARRIOS<sup>2</sup>

<sup>1</sup>CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina. [paulabona26@gmail.com](mailto:paulabona26@gmail.com)

<sup>2</sup>Museo Municipal Carmen Funes, Plaza Huinul. Av. Córdoba 55, Q8318EBA Neuquén, Argentina. [fbarrios84@gmail.com](mailto:fbarrios84@gmail.com)

**Abstract.** The fossil record of Alligatoroidea in Argentina is mainly represented by Caimaninae alligatorids. This lineage recorded two important moments in its natural history, one at the beginning of the Paleogene (Late Paleocene–Middle Eocene) and the other in the Neogene (Late Miocene). The most ancient record of alligatoroids in South America comes from the Early Paleocene of Patagonia. It includes basal forms of caimanines such as *Necrosuchus ionensis*, *Eocaiman palaeocenicus*, *Eocaiman cavernensis*, and probably a new species of alligatoroid, which provide key morphological information on the evolutionary and biogeographic history of these crocodylians. Another important moment of the evolutionary history of caimanines is the diversification of the lineage observed during the Miocene. Although there is some isolated cranial material of caimanines from the Late Miocene of northwestern Argentina, the most abundant and diverse fossil Miocene material comes from the northeast, from a level informally called “Conglomerado Osífero”. Two genera of caimanines are known from this stratigraphic level (*Caiman* and *Mourasuchus*) with at least five valid species. Here we present an update of the knowledge of Cenozoic alligatorids of Argentina, as a tribute to Zulma Gasparini for her invaluable contribution to the understanding of the crocodilian evolution in South America.

**Key words.** Crocodylia. Alligatoroids. Cenozoic. South America. Argentina.

**Resumen.** LOS ALLIGATOROIDEA DE ARGENTINA: UNA PUESTA AL DÍA DE SU REGISTRO FÓSIL. El registro fósil de Alligatoroidea en Argentina está representado mayormente por aligatóridos Caimaninae. Este linaje registra dos momentos importantes en su historia natural, uno en el comienzo del Paleógeno (Paleoceno tardío/Eoceno medio) y otro en el Neógeno (Mioceno tardío). El registro más antiguo de aligatoroideos en América del Sur proviene del Paleoceno temprano de Patagonia. Este registro es muy relevante porque incluye formas de caimaninos basales como *Necrosuchus ionensis*, *Eocaiman palaeocenicus*, *Eocaiman cavernensis* y probablemente una nueva especie de aligatoroideo, quienes proporcionan información morfológica clave en la historia evolutiva y biogeográfica de este grupo de crocodilianos. Otro momento importante de la historia evolutiva de los caimanines se observa durante el Mioceno, cuando este linaje se diversifica. Aunque hay algo de material craneano aislado del Mioceno tardío en el noroeste de Argentina, el material mioceno más abundante y diverso proviene del noreste, de un nivel informalmente llamado “Conglomerado Osífero”. De dicho nivel estratigráfico, se reconocen dos géneros de caimaninos (*Caiman* y *Mourasuchus*) con al menos cinco especies válidas. Aquí presentamos una actualización del conocimiento de los aligatóridos del Cenozoico de Argentina, en homenaje a Zulma Gasparini por su inestimable contribución a la comprensión de la evolución de los cocodrilos en América del Sur.

**Palabras clave.** Crocodylia. Aligatoroideos. Cenozoico. América del Sur. Argentina.

ALLIGATOROIDEA is a clade of Crocodylia (*sensu* Benton and Clark, 1988) which comprises the alligatorids (Caimaninae and Alligatorinae) recorded two main moments of the evolutionary history of Alligatoridae (*sensu* Brochu, 2003), one in the early Paleogene and the other during the Neogene (when this lineage diversified). The most ancient alligatorids in this part of the continent were recorded in the Early Paleocene of Patagonia, Argentina (Kuhn, 1933; Simpson, 1933, 1937; D’Erasmus, 1934; Rusconi, 1937; Langston, 1965; Bonaparte *et al.*, 1993; Bona, 2004, 2007). This record is extremely relevant because it includes basal forms from

the Early Paleocene and Eocene, which provided key morphological information on the evolutionary history of these crocodylians (*i.e.*, *Eocaiman paleocenicus*, *E. cavernensis* and *Necrosuchus ionensis*). Argentinean fossil alligatorids are in general fragmentary and belong to the clade Caimaninae (Brochu, 1999, 2011; Bona, 2007) which together with Alligatorinae constitutes one of the two clades of Alligatoridae. After the Eocene, the alligatorid record is interrupted until the Late Miocene, being not recorded during the Oligocene in this territory (Gasparini and Báez, 1975; Gasparini, 1981).

During the Neogene, the exceptional crocodilian fossil

record of the Miocene Amazonian sedimentary basins of Colombia, Brazil, Peru and Venezuela has shown a high diversity of alligatorids including an intriguing frequency of giant forms and endemic communities dominated by small blunt-snouted taxa with crushing dentitions (Langston, 1965; Aguilera *et al.*, 2006; Scheyer *et al.*, 2013; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Although this Amazonian diversity is remarkable, an overview on the high-latitude record of South American caimanines is essential for a comprehensive view of the history of the group (Bona *et al.*, 2013a), especially considering that the richest record of Alligatoridae in Argentina belongs to the Late Miocene. Despite some isolated cranial material of caimanines from the Late Miocene in Northwestern Argentina (Starck and Anzótegui, 2001; Bona *et al.*, 2014), the most abundant and diverse Miocene material comes from a level informally called "Mesopotamiense" or "Conglomerado Osífero" that crops out in the area of the city of Paraná (Cione *et al.*, 2000; Bona *et al.*, 2013a,b). This record corresponds mainly to cranial and postcranial fragmentary elements of different taxa, which have been studied by numerous authors since the mid-nineteenth century (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; Ambrosetti, 1887; Scalabrini, 1887; Rovereto, 1912; Rusconi, 1933, 1935; Patterson, 1936; Langston, 1965; Gasparini, 1968, 1973, 1981, 1985; Langston and Gasparini, 1997). Contrary to modern day ecosystems, in which overall alligatorid diversity is declining and no more than two species occur sympatrically (Scheyer *et al.*, 2013), the "Conglomerado Osífero" could have housed at least six species of caimanines (Gasparini, 1996; Bona *et al.*, 2012, 2013a, b; Bona and Paulina Carabajal, 2013). Finally, during the Pliocene–Pleistocene, Argentinean alligatorids were represented by a well-preserved specimen from Salta Province (Barrios, 2013) and some fragmentary materials from the Pleistocene of Salta and Entre Ríos (Patterson, 1936; Noriega *et al.*, 2004).

The study of these reptiles has provided valuable information to support numerous hypotheses related to the evolutionary and biogeographical history of the group and even of other vertebrates (*e.g.*, Simpson, 1933, 1937; Langston, 1965; Sill, 1968; Pascual and Odreman Rivas, 1971; Báez and Gasparini, 1977, 1979; Pascual, 1986; Taplin and Grigg, 1989; Gasparini, 1996; Brochu, 1999, 2004).

Besides the contribution of Langston (1965), who in his study on the Cenozoic crocodylians of Colombia gave special attention to the southern record of alligatorids, complete and detailed treatments of the fossil Alligatoridae of Argentina date back to the beginning of the 20th century (Rovereto, 1912; Rusconi, 1933) and then, near the seventies, when Zulma Gasparini began with her study on the fossil crocodiles of Argentina. In her thesis "Revisión de los Crocodilia (Reptilia) fósiles del territorio argentino: su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias biogeográficas" (Gasparini, 1973), unfortunately unpublished, she dedicated a whole chapter to the analysis of the Alligatoridae, marking an inflection point in the knowledge of this group.

Here we present an update of the knowledge of the Cenozoic alligatorids of Argentina, and dedicate it to Zulma Gasparini in gratitude for her invaluable contribution to the understanding of the evolution of these reptiles in South America (Gasparini, 1981, 1985, 1996; Gasparini and Báez, 1975; Báez and Gasparini, 1977, 1979; Gasparini *et al.*, 1986) and for having influenced numerous paleoherpetologist all over the world (*e.g.*, A. Aguilera, A. Albino, A. Buscalioni, J. Bocquentin-Villanueva, P. Bona, C. Brochu, L. Codorniú, J. Desojo, M. de la Fuente, M. Fernández, D. Fortier, Y. Herrera, J. O'Gorman, F. Ortega, A. Otero, D. Riff, M. Sánchez-Villagra, L. Salgado, R. Salas-Gismondi, J. Souza-Filho, J. Sterli, A. Paulina Carabajal, D. Pol).

**Institutional Abbreviations.** **AMNH**, American Museum Natural History, New York, USA; **AMU-CURS**, Colección de Paleontología de Vertebrados de la Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela; **FMNH-P**, Field Museum of Natural History, Paleontology, Chicago, USA; **MACN-PV**, Museo Argentino de Ciencias Naturales, "Bernardino Rivadavia", Paleontología Vertebrados, Buenos Aires, Argentina; **MAS-PALEO**, Museo Antropológico de Salta, Colección Paleontológica, Salta, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MPEF-PV**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Paleontología Vertebrados, Trelew, Chubut, Argentina; **PVL**, Colección Paleontología Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **UCMP**, Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, USA; **UFAC**, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Acre, Brazil.

## GEOLOGICAL SETTING AND LOCALITIES

### Paleocene

**Salamanca Formation (Lesta and Ferello, 1972).** Fossil material corresponds to cranial and postcranial isolated fragments of alligatorids (Simpson, 1937; Bonaparte *et al.*, 1993; Bona, 2004, 2007; Fig. 2.1–2, 4) recovered from the upper levels of the Salamanca Formation (Upper Danian; Andreis, 1977; Bertels, 1977; Iglesias *et al.*, 2007; Woodburne *et al.*, 2014), informally called “Banco Negro Inferior” and “Banco Verde” (Feruglio, 1949; Miembro Hansen, Andreis *et al.*, 1975; see Bond *et al.*, 1995 and Woodburne *et al.*, 2014); Peligran? SALMA (South American Land Mammal Ages) *sensu* Gelfo *et al.* (2009). These levels crop out mainly in the coast of Chubut Province, Argentina, in several localities between Bahia Bustamante and Comodoro Rivadavia (e.g., Bajada de Hansen, Cerro Hansen, “El Gauchito”, Estancia La Teresa, Puerto Visser, Estancia Las Violetas –near to Malaspina– and Punta Peligro; Fig. 1).

**Rio Chico Group (Legarreta and Uliana, 1994; *sensu* Raigemborn *et al.*, 2010) La Violetas Formation (Raigemborn *et al.*, 2010).** The fossil material corresponds to a fragmentary mandible (Rusconi, 1937; Fig. 2.3), from a level called “Notostilopense inferior o basal” (Ameghino, 1899), recently considered as Las Violetas Formation (Middle Paleocene; Andreis, 1977) by Raigemborn *et al.* (2010), near Puerto Visser in the Chubut Province.

### Eocene

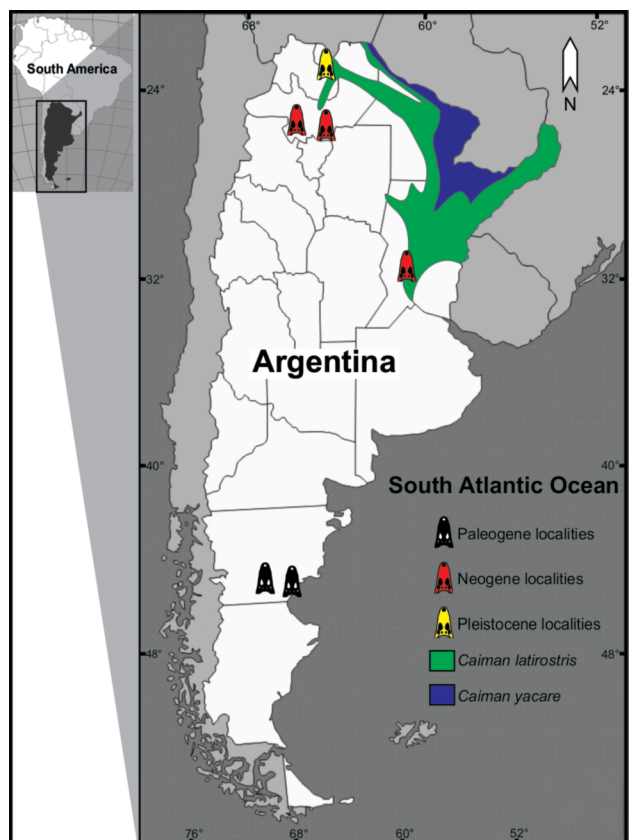
**Sarmiento Formation (Feruglio, 1938; *sensu* Raigemborn *et al.*, 2010).** Material (fairly complete skull and mandible; Simpson, 1933; Fig. 2.5) comes from the level “*Notostylops* Beds” (Ameghino, 1906), Gran Barranca locality, near the Colhué-Huapi Lake in the Chubut Province, recently considered as Sarmiento Formation by Raigemborn *et al.* (2010); Barrancan SALMA, Late Eocene *sensu* Gelfo *et al.* (2009).

### Miocene

**“Conglomerado Osífero” (*sensu* Frenguelli, 1920; see Cione *et al.*, 2005).** This level crops out discontinuously in the Paraná River banks, from the vicinity of Paraná further north. It overlies the marine Paraná Formation (Bravard, 1858), and is characterized by the presence of levels of quartz gravel, clay clasts and numerous isolated fragments of continental

and marine vertebrates (Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011). Crocodilian remains correspond to cranial and postcranial fragments (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; Ambrosetti, 1887; Scalabrini, 1887; Rovereto, 1912; Rusconi, 1933, 1935; Patterson, 1936; Langston, 1965; Gasparini, 1968, 1973, 1981, 1985; Langston and Gasparini, 1997; Bona and Paulina Carabajal, 2013; Bona *et al.*, 2013a,b; Fig. 3). Based on the evidence of stratigraphic relations and the fossil vertebrates recorded, Cione *et al.* (2000) suggested a correlation of this unit with the late Miocene Huayquerian (for South America) and the Tortonian of the international scale. This conglomerate is considered by several authors as a level of the Ituzaingó Formation (Pliocene; De Alba, 1953; Herbst, 1971; Cione *et al.*, 2000; Brandoni, 2011; Brunetto *et al.*, 2013), which crops out along the cliffs of the left margin of the Paraná River in the provinces of Corrientes and Entre Ríos.

**Palo Pintado Formation (Díaz and Malizzia, 1983).** A frag-



**Figure 1.** Location map of the geographic distribution of the Argentinean fossil and extant Alligatoridae.



mentary mandible was collected from the upper beds of this unit, exposed in the Quebrada de Salta in the southern Calchaquí Valley, in the southwest of Salta Province, Argentina (Bona *et al.*, 2014; Fig. 4.1). This unit comprises fluvial levels deposited during the Late Miocene, between 10 Ma (K/Ar) (Galli *et al.*, 2008) and 5.2 Ma (Coutand *et al.*, 2006; Bywater-Reyes *et al.*, 2010).

### Pliocene/Pleistocene

**Piquete Formation (Orán Group, Gebhard *et al.*, 1974).** Remains fairly complete of one alligatorid were found in the Piquete Formation, at the right margin of Rosario-Horcones River, northwest of Rosario de la Frontera City, south of Salta Province, Argentina (Barrios, 2013; Fig. 4.3). Numerical ages of these units are scarce (Arias *et al.*, 1978), but magnetostratigraphic studies indicate that this formation was deposited between 5 and 1.3 Ma (Pliocene/Early Pleistocene) (Gebhard *et al.*, 1974; Reynolds *et al.*, 1994).

### Pleistocene

**"Upper Chaco Beds" (Patterson, 1936).** Alligatorid materials come from the Quebrada Agua Blanca, eastern Salta Province, Argentina. They were found in a hard sandstone concretion in association with mammal remains that indicate a Pleistocene age for the assemblage (Patterson, 1936; Fig. 4.2).

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

CROCODYLIA Gmelin, 1789, *sensu* Benton and Clark, 1988

ALLIGATORIDAE Cuvier, 1807, *sensu* Norell *et al.*, 1994

Genus and species indet.

Figure 2.4

**Referred Material.** MLP 80-X-10-1, skull table.

**Occurrence.** The specimen MLP 80-X-10-1 comes from the

Banco Negro Inferior of Punta Peligro area (Chubut Province, Argentina; Fig. 1); upper levels of the Salamanca Formation (Lesta and Ferello, 1972), Upper Danian (Andreis, 1977; Bertels, 1977; Iglesias *et al.*, 2007; Woodburne *et al.*, 2014).

**Comments.** The cranial material belongs to a middle sized specimen, preserving the skull table, left quadrate, both exoccipitals and supraoccipital, and lacking the basicranium. The general morphology of the skull table, together with the position of the foramen aërum in the dorsal surface of quadrate and the relative size of the quadrate condyles (lateral larger than the medial) allows us to refer this specimen to Alligatoridae. In addition, as in early alligatoroids, MLP 80-X-10-1 presents: the fronto-parietal suture reaching the medial margin of the supratemporal fenestra, in such a way that frontals form the anteromedial margin of the fenestra and prevent the broad contact between postorbital and parietal [character 150 (0); Brochu, 2011], and the supraoccipital slightly exposed on the skull table (Fig. 2.4), all features present in some North American alligatorines such as *Brachychampsia montana* Gilmore, 1911. Further detailed studies will certainly clarify the taxonomy and phylogenetic relationships of this specimen (Bona and Barrios, in study).

**Notocaiman** Rusconi, 1937

Figure 2.3

**Type Species.** *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937.

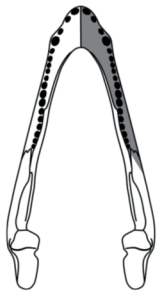
**Holotype.** PVL 752 (Gasparini, 1973) (N° 1205 of the old Paleontological Collection Rusconi). Left mandibular fragment with 14 alveoli (Rusconi, 1937, p. 3; Fig. 2.3).

**Occurrence.** About 15 km northwest of Puerto Visser, Chubut Province, Middle Paleocene, Las Violetas Formation (Raigemborn *et al.*, 2010). The locality Puerto Visser was erroneously considered as belonging to the Santa Cruz Province in the original description.

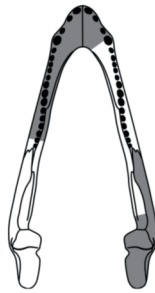
**Comments.** Rusconi (1937) described and characterized

**Figure 2.** Paleogene Argentinean Alligatoridae in dorsal view. 1, *Necrosuchus ionensis* (AMNH 3219), right dentary (modified from Brochu, 2011); 2, *Eocaiman palaeocenicus* (MPEF-PV 1933), mandibular fragments; 3, *Notocaiman stromeri* (PVL 752), left mandibular fragment (modified from Brochu, 2011); 4, Alligatoridae indet. (MLP 80-X-10-1), skull table; 5, *Eocaiman cavernensis* (AMNH 3158), mandible and rostrum (modified from Brochu, 1999). Scale bars= 5cm.

①



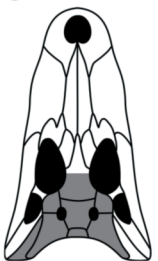
②



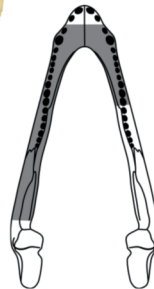
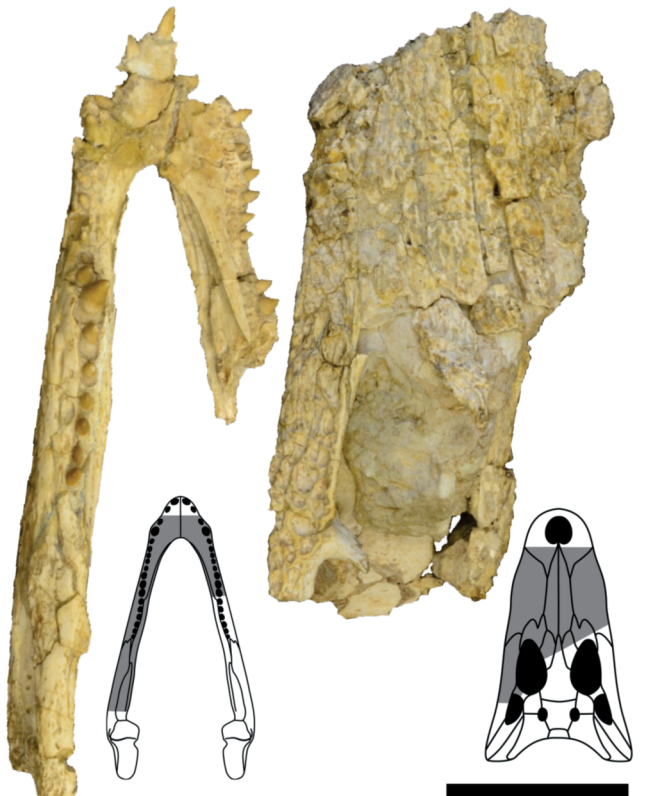
③



④



⑤



this species as a huge alligatorid with robust mandible and robust 13th and 14th teeth, among other characters. Langston (1965) provided a detailed discussion of this species (see Langston, 1965, p. 123–124) and pointed out that the most significant feature of this taxon was the relative size of the 12th and 13th teeth (not the 13th and 14th as stated by Rusconi, 1937), probably comparable to the condition seen in *Eocaiman* Simpson, 1933. Gasparini (1973) suggested that the characters enumerated by Rusconi (1937) and analyzed by other authors are insufficient to validate this species and considered PVL 752 as *Eusuchia* indet. As in *Eocaiman*, the symphysis extends beyond the 5th mandibular tooth (including 6th alveolous *sensu* Brochu, 2011: fig. 7C) and the dentary is anteriorly low and less festooned than in extant species. We agree with Langston (1965) and Brochu (2011) in considering *Notocaiman stromeri* as a valid species of alligatorid with a general morphology of the anterior part of the dentary similar to other Paleogene Caimaninae (Brochu, 2011). However, given the morphological similarities between *Notocaiman* and *Eocaiman* we do not rule out a synonymy between these two genera. Future revision of PVL 752 could test this hypothesis.

CAIMANINAE Brochu, 2003 (following Norell, 1988)

*Eocaiman* Simpson, 1933

**Type Species.** *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933.

*Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007

Figure 2.2

**Holotype.** MPEF- PV-1933, partially complete mandible.

**Referred Material.** MPEF PV-1935, fragment of right dentary; MPEF- PV-1936, fragment of left dentary; MLP 90-II-12-117, tooth; MLP 90-II-12-124, tooth; MLP 93-XII-10-11, fragment of right dentary; MLP 93-XII-10-13, anterior fragment of left dentary; MLP 95-XII-10-20, anterior fragment of right dentary; MLP 95-XII-10-27, tooth; MACN-PV CH 1914, posterior fragment of right hemimandible; MACN-PV CH 1915, fragment of left dentary; MACN-PV CH 1916, anterior fragment of right dentary; MACN- PV CH 1627, posterior fragment of left hemimandible.

**Occurrence.** The holotype was found in El Gauchito locality

(45° 14' S, 67° 06' W; Fig.1), Chubut Province, Argentina; Salamanca Formation (Lesta and Ferello, 1972), from a level overlying the BNI (Feruglio, 1949; Bona *et al.*, 1998), Danian (Méndez, 1966; Bertels, 1975, 1977; Somoza *et al.*, 1995).

**Comments.** *Eocaiman* was erected by Simpson (1933) based on a skull with mandible of the Eocene of Patagonia, Argentina (AMNH 3158, see below). This author compared *Eocaiman* with *Allognathosuchus* Mook, 1921 (a North American alligatorine), comparisons that were used to support the hypothesis of a northern origin of caimans (Patterson, 1936), but regarded *Eocaiman* as a close relative of extant caimans. Later, Bona (2004, 2007) described *E. palaeocenicus* emending the generic diagnosis and extending the temporal distribution of the genus back to the Upper Paleocene. Recently, a new small species, *E. itaboraiensis* Pinheiro *et al.*, 2013, was described on the basis of an anterior fragment of a left mandibular rami and one isolated tooth from the middle–upper Paleocene Itaboraí Basin (Rio de Janeiro State, Brazil; Pinheiro *et al.*, 2013). *Eocaiman* is a basal Caimaninae (Brochu, 1999, 2011; Bona, 2007) with a low mandible at the symphyseal region and a long symphysis (extended back to the 5th alveolus). This genus is distributed from the Paleogene of Patagonia to the Middle Miocene of Colombia (Langston, 1965). The Paleocene *E. palaeocenicus* is a middle sized caiman with robust lower jaws. Together with *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 (see below) and MLP 80-X-10-1 this species constitutes the earliest record of South American alligatorids.

*Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933

Figure 2.5

**Holotype.** AMNH 3158, almost complete skull.

**Occurrence.** Sarmiento Formation (Feruglio, 1938; *sensu* Raigemborn *et al.*, 2010), Gran Barranca, south of Colhué-Huapi Lake, Chubut Province, Argentina.

**Comments.** This species was the first caiman described for Patagonia (Simpson, 1933). Compared to *E. palaeocenicus*, *E. cavernensis* is represented by more complete cranial remains (rostrum and lower jaw), with the mandible less robust but posteriorly higher. In his phylogenetic analysis of alligatorids, Brochu (1999) placed this taxon as a basal Caimaninae (see discussion below).

***Necrosuchus* Simpson, 1937**

**Type Species.** *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937.

***Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937**

Figure 2.1

**Holotype.** AMNH 3219, right dentary with associated cranial fragments and partial postcranial skeleton referable to a single individual. This material was collected during the First Scarritt Expedition to Patagonia in 1931.

**Occurrence.** Salamanca Formation (Lesta and Ferello, 1972), locality Estancia Las Violetas, Chubut Province, Argentina. Paleocene, Peligran SALMA (Upper Danian; Andreis, 1977; Bertels, 1977; Iglesias *et al.*, 2007; Woodburne *et al.*, 2014; Fig. 1).

**Comments.** Simpson (1937) erected this species based on a fragmentary lower mandible and associated postcranial remains, but only the mandible was figured and described. He considered this species as a member of the family Crocodylidae and proposed a close relationship with the North American genus *Leidyosuchus* Lambe, 1907. Later, Brochu (1997, 1999) suggested a relationship between *N. ionensis* and caimanines (not with a crocodylid). The re-interpretation of *N. ionensis* as a basal caiman has biogeographical implications, establishing the presence of caimanines in southern South America early in the Cenozoic and extending back the early history of caimans (Brochu, 2011).

***Mourasuchus* Price, 1964**

**Type Species.** *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964.

***Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)**

Figure 3.5

**Holotype.** MLP 73-IV-15-8, skull table.

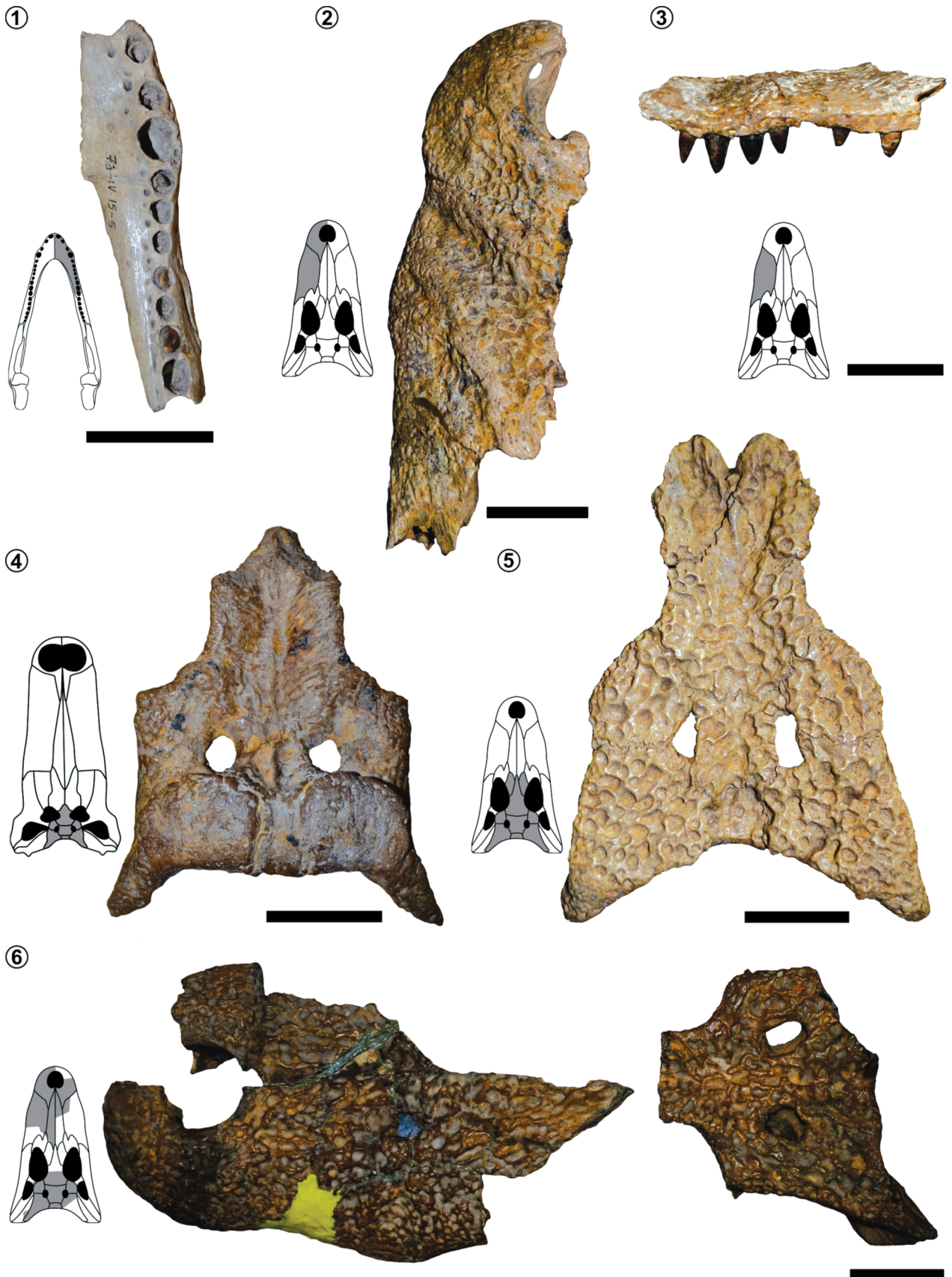
**Referred Material.** AMU-CURS-212-218, skull fragments; MLP 73-IV-15-9, posterior part of the skull; UFAC-1397, left maxillae; UFAC-1424, posterior part of the skull and left hemimandible; UFAC-1431-1477-1666-2515-3530-3717-4259-4885-4925, posterior part of the skull; UFAC-

1484, left hemimandible; UFAC-1485, right hemimandible; UFAC-1495, right maxillae.

**Occurrence.** The holotype and MLP 73-IV-15-9 come from the banks of the Paraná River, in the area of Paraná (Entre Ríos Province, Argentina; Fig. 1); “Conglomerado Osífero”, Ituzaingó Formation (Herbst, 1971), Late Miocene (Cione *et al.*, 2000; Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011; Deschamps *et al.*, 2013). Referred material housed in UFAC comes from the Niteroi site, right bank of the Acre River, between the cities of Rio Branco and Senador Guimard; Solimões Formation, Upper Miocene (Bona *et al.*, 2013a).

**Comments.** This species is characterized by the extremely wide, compressed, and long rostrum with a straight lateral border without festooning, a skull with a relative small skull table but with prominent squamosal eminences (protuberances) in adult stages, and a slender U-shaped mandibles with numerous small conical teeth (Price, 1964; Langston, 1965; Gasparini, 1985; Bocquentin and Souza-Filho, 1990; Bona *et al.*, 2012; for the Synonymic List and a detailed history of this taxon see Bona *et al.*, 2013a). The genus *Mourasuchus* is endemic to South America (Langston and Gasparini, 1997). One of the earliest mentions about these bizarre crocodylians was made by Langston (1965), who described and named *Nettosuchus atopus*, Langston, 1965 from the middle Miocene of Colombia, erecting the family Nettosuchidae to include it. Recent cladistic analyses place this taxon among caimanines, linking *Purussaurus* Barbosa-Rodrigues, 1892 with *Mourasuchus* (Brochu, 1999, 2003, 2010; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Bona *et al.*, 2013a; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). This species was originally named by Gasparini (1985) as *Charandaisuchus nativus* based on two posterior fragments of skull table. Later, Bocquentin and Souza-Filho (1990) described more cranial material of this taxon and considered *Charandaisuchus* a junior synonym of *Mourasuchus*, and recently, Bona *et al.* (2012, 2013a) provided a detailed study of the cranial anatomy of *M. nativus* and morphological features that clarify the phylogenetic relationships of the species. This species inhabited the Amazonian basin during the Late Miocene, from Venezuela (Urumaco Formation) to northeast Argentina (“Conglomerado Osífero”) (Bona *et al.*, 2013a,b; Scheyer *et al.*, 2013).





*Caiman* Spix, 1825

**Type Species.** *Caiman latirostris* (Daudin, 1802).

*Caiman australis* (Burmeister, 1885)

Figure 3.6

**Holotype.** MACN PV 258, complete left maxilla.

**Occurrence.** Banks of the Paraná River, in the area of Paraná (Entre Ríos Province, Argentina; Fig. 1); “Conglomerado Osífero”, Ituzaingó Formation (Herbst, 1971), Late Miocene (Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011).

**Comments.** *Caiman australis* is known from a left maxillary fragment. It is a narrow-snouted caiman with reduced interalveolar maxillary spaces, and ornamentation with predominance of prominent and elongated grooves and bumps (for a detailed comment about the taxonomic history of this species see Rusconi, 1933; Langston, 1965; Gasparini, 1973, 1981; Bona *et al.*, 2013a,b). Based on fragmentary and disassociated material, Bravard (1858) erected the name *Crocodylus australis* to include all the cranial and postcranial remains of non-longirostrine crocodylians from the “Conglomerado Osífero”. An expanded detailed description of *Crocodylus australis* was given later by Burmeister (1885), but the first formal diagnosis and discussion of diagnostic characters of *Crocodylus australis* was provided by Rovereto (1912), who figured the type material. Available morphological information used to reconstruct phylogenetic relationships is insufficient to propose the phylogenetic position of this species within alligatorids (Brochu, 1999, 2010, 2011; Bona *et al.*, 2013a,b). Nevertheless, *Caiman australis* is one of at least five valid *Caiman* species recorded in the Late Miocene of Argentina, supporting the hypothesis of the great diversification of *Caiman* in these latitudes during the Late Miocene (Bona *et al.*, 2013a,b).

*Caiman gasparinae* Bona and Paulina Carabajal, 2013

Figure 3.3

**Holotype.** MLP 73-IV-15-1, skull represented by a rostrum with articulated fragments of premaxillae, maxillae, nasals, left lacrimal and a partial braincase lacking the basicranium.

**Referred Material.** MACN PV 5555, fragment of right premaxilla.

**Occurrence.** Banks of the Paraná River, in the area of Paraná (Entre Ríos Province, Argentina; Fig. 1); “Conglomerado Osífero” Ituzaingó Formation (Herbst, 1971), Late Miocene (Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011).

**Comments.** *Caiman gasparinae* was erected and described by Bona and Paulina Carabajal (2013) on the basis of an almost complete skull. It is a huge broad-snouted caiman with a low rostrum and narial opening broadly distanced from the anterior margin of premaxilla (for the synonymic list and a detailed history of this taxon see Bona and Paulina Carabajal, 2013; Bona *et al.*, 2013a,b). *Alligator? ameghinoi* Rovereto, 1912 was based on isolated large cranial and postcranial remains. Later, Rusconi (1933) erected the genus *Xenosuchus* to include all the large-sized alligatorids from the Neogene of Paraná, being a fragment of maxilla (MACN PV 5555) among the materials referred to this taxon. Later, Gasparini (1973) assigned MLP 73-IV-15-1 to *Caiman latirostris*, but gave no description of the specimen or any justification for that assignation. Both MLP 73-IV-15-1 and MACN PV 5555 belong to *Caiman gasparinae*, a species nested within the Jacarea clade (*sensu* Brochu, 1999; Bona *et al.*, 2013a). This species differs from other Miocene large forms, such as *Purussaurus*, and from other broad-snouted caiman species, such as *C. latirostris*, and represents one of the largest known *Caiman* species, to which numerous huge mandibular and postcranial remains found in the area of Paraná may pertain. The position of the narial opening at the premaxilla together with the general shape of the snout of *C. gasparinae* differs also from other caimans, such as *Melanosuchus* Gray, 1862.

*Caiman latirostris* (Daudin, 1802)

Figures 3.1, 4

**Figure 3.** Miocene Argentinean Alligatoridae. 1, *Caiman latirostris* (MACN-PV 5416), left fragment of a rostrum in dorsal view; 2, *Caiman* cf. *C. yacare* (MLP 73-IV-15-5), right dentary fragment in dorsal view; 3, *Caiman gasparinae* (MLP 73-IV-15-1), snout and skull table in dorsal view; 4, *Caiman lutescens* (MACN-PV 13551), skull table in dorsal view; 5, *Mourasuchus nativus* (MLP 73-IV-15-8), skull table in dorsal view; 6, *Caiman australis* (MACN-PV 258), left maxilla in lateral view. Scale bars= 5cm.

**Referred material.** MACN PV 5416, left premaxilla and maxilla; MACN PV 5576, left premaxilla; MLP 73-IV-15-16, fragment of left premaxilla; MLP 73-IV-15-12, fragment of braincase; MLP 89-XII-5-1, fragment of left dentary; MAS-PALEO- 001/2011; FMNH-P 15029.

**Occurrence.** Banks of the Paraná River, in the area of Paraná, Entre Ríos Province, Argentina, and Salta Province, Argentina (Fig. 1); "Conglomerado Osífero", Ituzaingó Formation (Herbst, 1971), (Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011), Palo Pintado Formation (Mauri, 1948; Díaz and Malizzia, 1983), Piquete Formation (Gebhard *et al.*, 1974), Upper Chaco Beds, Late Miocene to Recent (NE of Argentina, Paraguay, Bolivia, N of Uruguay and S-SE of Brazil).

**Comments.** Broad-snouted *Caiman*, with a rounded snout and presence of rostral crest (for a detail description of this species and a synonymic list see Cei, 1993; Bona and Desojo, 2011; Barrios, 2013; Bona *et al.*, 2013a,b). A comparative study of the cranial morphology in *Caiman latirostris* was made by Bona and Desojo (2011) suggesting that several skull fragments of crocodiles from the "Conglomerado Osífero" could be assigned to this species (Bona *et al.*, 2013a,b). Rovereto (1912, p. 346) erected *Alligator lutescens* on the basis of the large size of several isolated cranial and postcranial fragments. Among these, there is a left rostral fragment that can be identified as *Caiman latirostris* (Bona *et al.*, 2013a: fig. 7A-D) and a skull table (MACN-PV 13551) that constitutes the holotype of *A. lutescens* (see below). Although these materials were not associated, this author assumed that given their sizes they belong to a single species. Following Gasparini (1973, 1981), Bona *et al.* (2013a,b) regarded *A. lutescens* in part (Rovereto, 1912, p. 346, fig. 4a) and *Xenosuchus lutescens* in part (Rusconi, 1933, p. 80, fig. 11a) as junior synonyms of *C. latirostris*, remarking that this species was represented in the Late Miocene by specimens larger than the extant ones.

*Caiman latirostris* is also recorded in the Late Miocene (Bona *et al.*, 2014), and Plio-Pleistocene (Patterson, 1936; Barrios, 2013). This record suggests that the current distribution of *Caiman latirostris* in high latitudes (e.g., north-central Argentina) was driven by environmental and climatic changes occurred during the late Neogene linked to tectonic events (see Starck and Anzotegui, 2001; Bona *et al.*, 2014).

## *Caiman lutescens* (Rovereto, 1912)

Figure 3.4

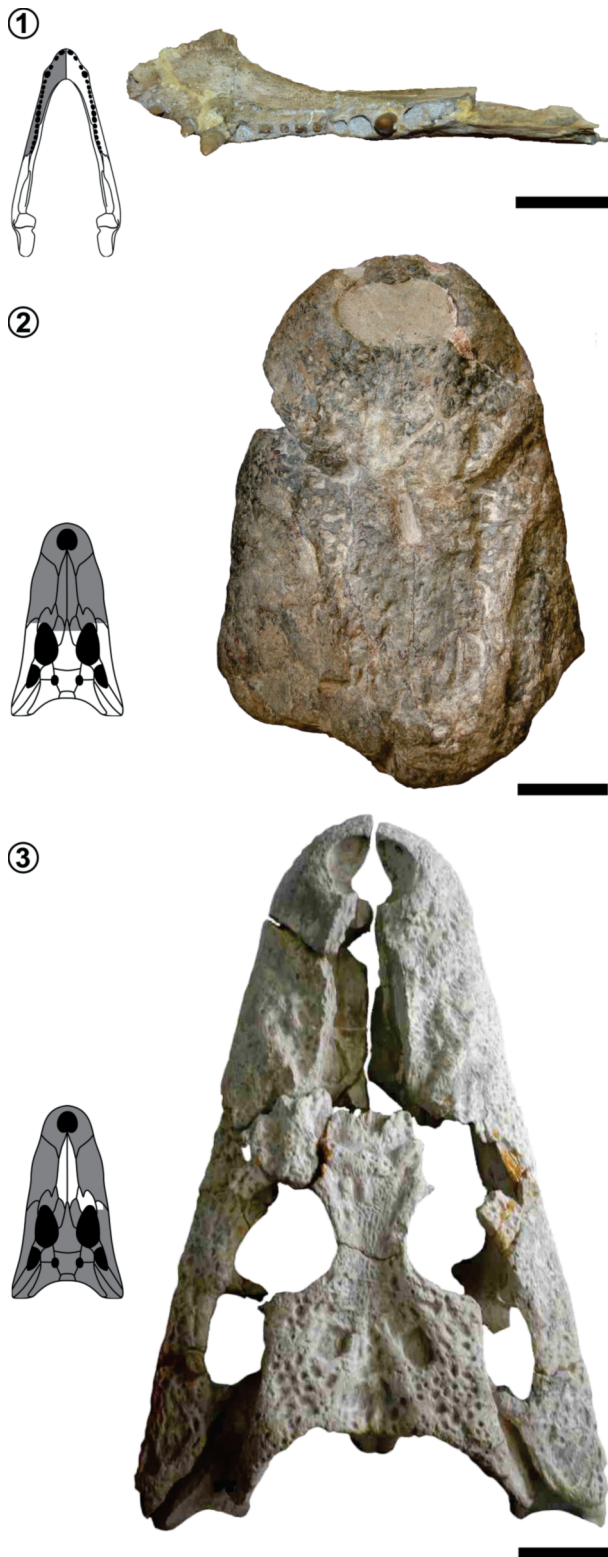
**Holotype.** MACN-PV 13551, skull table.

**Occurrence.** Banks of the Paraná River, in the area of Paraná (Entre Ríos Province, Argentina; Fig. 1); "Conglomerado Osífero", Ituzaingó Formation (Herbst, 1971), Late Miocene (Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011).

**Comments.** *Caiman lutescens* is a huge caimanine represented only by a skull table (Bona *et al.*, 2013a: fig. 9). Rovereto (1912, p. 346-349) provided a brief description of some of the diagnostic characters of this species, such as a longitudinal depression of the skull table at the middle line, and short frontal with its cranial end poorly extended between pre-frontals (for a detailed comment of the taxonomic history of this taxon see Gasparini, 1973 and Bona *et al.*, 2013a,b). Recently, an emended diagnosis of this taxon has been provided, along with a discussion on its systematic position and nomenclature (Mendez Cidade *et al.*, 2015; Bona *et al.*, in study). *Caiman lutescens* is diagnosed as a Caimaninae nested within the crown-group caimans with a unique combination of skull characters, some of them autapomorphies (*i.e.*, supraoccipital ventrally positioned between the dorsally elevated squamosals; frontal extremely short, with a reduced rostral process meeting prefrontals). Given the lack of phylogenetic resolution and that the emended diagnosis of the species does not match with any of the currently known Caimaninae genera (Mendez Cidade *et al.*, 2015), further research is still needed in order to better establish its generic status and its relationships within Caimaninae.

*Caiman cf. lutescens* Langston (1965) from the Middle Miocene of Colombia (La Venta) is represented by an incomplete skull with no skull table (UCMP 39978, Langston, 1965, p. 75, figs. 32-34, pl. 2). Langston (1965) used the holotype of *C. lutescens* to reconstruct the skull table of *Caiman cf. lutescens*, but there is not enough evidence to justify that assumption (see Brochu, 1999; Bona *et al.*, 2013a,b). This specimen of La Venta shows a *Caiman*-like general morphology, with some similarities with *C. latirostris*, but has no comparable features with *C. lutescens* of Argentina. The presence of *C. lutescens* was mentioned for the Upper Miocene of Venezuela by the record of a left rostral





**Figure 4.** Mio/Pleistocene Alligatoridae from northwestern Argentina, *Caiman latirostris* in dorsal view; 1, MLP 89-XII-5-1, left dentary; 2, FMNH-P 15029, rostrum; 3, MAS-PALEO 001/2011, cranium. Scale bars= 5cm.

fragment, similar to *Caiman* cf. *lutescens* (Sánchez-Villagra and Aguilera, 2006: fig. 3P, Q; Scheyer and Moreno-Bernal, 2010). Although its general morphology is similar to *Caiman* cf. *lutescens* and to *C. latirostris*, the skull table configuration of this specimen is also unknown so it cannot be assigned to *C. lutescens*, at the moment only known by a skull table from the Miocene of Paraná, Argentina.

*Caiman* cf. *C. yacare* (Bona *et al.*, 2013a)

Figure 3.2

**Referred Material.** MLP 73-IV-15-5, MLP 73-IV-15-6, right dentary fragments; MLP 73-IV-5-17, MACN PV 5417 fragments of right maxilla (Fig. 3.2).

**Occurrence.** Banks of Paraná River, in the area of Paraná (Entre Ríos province, Argentina; Fig. 1); "Conglomerado Osífero", Ituzaingó Formation (Herbst, 1971), Late Miocene (Brandoni and Scillato-Yané, 2007; Brandoni, 2011).

**Comments.** The first mention of *Caiman* cf. *C. yacare* in the "Mesopotamiense" was made by Gasparini (1973), based on several mandibular remains, and was later accepted in other works (Gasparini, 1981, 1996; Cione *et al.*, 2000; Piña and Argañaraz, 2000; Bona *et al.*, 2013a,b). Later, Fortier *et al.* (2009) reported the occurrence of *C. yacare* in the Niterói outcrops of the Solimões Formation in northwestern Brazil. The fossil record of *C. yacare* in Brazil and *Caiman* cf. *yacare* in the area of Paraná shows that during the Late Miocene this species had already reached its modern distribution. Additionally, it also shows that the Miocene specimens would have reached larger sizes than the extant forms (Bona *et al.*, 2013a,b).

## DISCUSSION AND FINAL REMARKS

The Paleogene record of alligatoroids in Argentina is concentrated in the Chubut Province being the most ancient record for South America (*e.g.*, *Necrosuchus*, *Eocaiman*). The knowledge of this Patagonian fossil record is essential for the understanding of the biogeographical history of this lineage. Before this study, the fossil record of Alligatoroidae in Argentina was exclusively represented by Caimaninae but the skull table recovered in Paleocene rocks at the coast of Chubut Province might change this scenario. This cranial fragment reveals that basal alligatoroids were already



present in South America at that time (Bona and Barrios, in study). For many years a single dispersal event from North to South America was sufficient to explain the presence of alligatorids (caimans) in this part of the continent (Simpson, 1933, 1937; Sill, 1968; Gasparini, 1973; Brochu, 1999, 2010; Hastings *et al.*, 2013). The recent finding of a Caimaninae (*Tsoabichi greenriverensis*) in the Eocene of North America and the controversial placement of the North American Eocene *Orthogenysuchus* nested within a derived clade of caimaninae (Brochu, 1999) make this scenario more complex (see Bona *et al.*, 2013a and cites herein for a detailed discussion of the systematic position of *Orthogenysuchus*). However, the earliest presence of this group in high latitudes in South America together with the absence of South American alligatorines, suggest a vicariant biogeographic model, in which both clades of Alligatoridae (Alligatorinae and Caimaninae) were separated by continental rifting during the Cretaceous (Brochu, 1999; Bona, 2004). These biogeographic scenarios must be clarified in the future by prospection and study of new early alligatoroids from Patagonia, Argentina, together with new interpretations on the Caimaninae phylogenetic relationships, especially the basal forms (Brochu, 2010).

As stated above, another important moment of the evolutionary history of caimanines occurred during the Miocene, when this lineage diversifies. The South American Miocene record of crocodylians in the Pan-Amazonian region (*sensu* Hoorn *et al.*, 2010) is characterized by the great taxonomic diversification of the caimanines clade (Langston, 1965; Gasparini, 1996; Brochu, 2003; Riff *et al.*, 2010; Bona *et al.*, 2013a,b) with a wide geographic distribution of several genera (*e.g.*, *Mourasuchus*, *Purussaurus*, *Caiman*) and local endemism at the species level (Bona *et al.*, 2013a,b; Scheyer *et al.*, 2013; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). It is known that during the Miocene continental vertebrates in South America reached huge body sizes (*e.g.*, Cione *et al.*, 2005; Vizcaíno *et al.*, 2012; Vucetich *et al.*, 2015). Fossil Miocene crocodylians recorded in southernmost Pan-Amazonia (Paraná) are comparative smaller than the coeval records in the north (*e.g.*, *Purussaurus brasiliensis* reaches around 12 m of total length; Riff and Aguilera, 2008), probably related to Neotropic paleotemperatures (see Head *et al.*, 2009). Although *Caiman* species were larger than today, large predators

such as *Purussaurus* are absent in this assemblage. Adult specimens of *Mourasuchus nativus* are similar in size to other species of the genus (all about 1 m in dorsal skull length; Bona *et al.*, 2012).

In Paraná, two genera of caimanines are known (*Caiman* and *Mourasuchus*) with at least five valid species, *M. nativus*, *Caiman gasparinae*, *C. latirostris*, *C. australis* and *C. lutescens* and the possible presence of *Caiman yacare* (Bona *et al.*, 2013a,b). With these results, the idea of a great taxonomic diversity of Caimaninae in these latitudes becomes clear. Although this taxic diversity does not reach that of coeval areas of northern South America, Paraná is distinguished by the wide diversification of *Caiman* which exceeds the diversity present today, with only three species: *C. latirostris*, *C. yacare* and *C. crocodilus*. Current distribution of *Caiman* in South America probably represents a relict of a wider Miocene–Pliocene geographical distribution; ancestral range that matches with the south of the present zoogeographical “Dominio Subtropical” (Ringuelet, 1961; Gasparini, 1981). Today, except *C. crocodilus*, which is mainly distributed in northern South America, *C. latirostris* and *C. yacare* occupy an area, which in Argentina matches with the Paraná River system (Medem, 1983). The interpretation of the Miocene–Pleistocene record of *C. latirostris* in Argentina (Patterson, 1936; Barrios, 2013; Bona *et al.*, 2014) suggests that the paleoenvironmental dynamics in northwestern Argentina during the late Neogene was strongly influenced by the advance of the Andean orogeny. Hence, the current geographic distribution of the *Caiman* species in these latitudes might be explained in terms of a retraction of tropical faunas, a process linked to climatic changes related to orogenic causes (Bona *et al.*, 2014).

Finally, despite the new fossil discoveries and the advances on anatomy, embryology, taxonomy, phylogeny and biogeography, new approaches on crocodylian history as this contribution are still influenced by the legacy of a pioneer paleontologist as Zulma Gasparini.

## ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to M. Fernández and Y. Herrera for the invitation to participate in this special volume in honor of Zulma Gasparini. We thank the curators of the Paleontological Collections A. Kramarz and S. Alvarez (MACN), M. Reguero (MLP), E. Ruigómez (MEF), and W. Simpson (FMNH) for the access to the material under their care. We also thank D. Fortier, R. Salas-Gismondi and C. Deschamps for

valuable comments that helped improving the quality of this paper. This work was partially funded by the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT PICT-2012-0748 to M. Fernández and PICT 2008-0261), Universidad Nacional de La Plata (UNLP 11/N 749 to M. Fernández) and the Municipalidad de Plaza Huinul. Finally, we want to thank Zulma for all her support in our professional and personal lives.

## REFERENCES

- Aguilera, O.A., Riff, D., and Boquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 221–232.
- Ambrosetti, J.B. 1887. Observaciones sobre los reptiles fósiles Oligocenos de los terrenos Terciarios del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 4: 409–426.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. In: J.A. Torcelli (Ed.), *Segundo Censo de la República Argentina*. Taller de Impresiones Oficiales, Buenos Aires, 1, p. 111–255.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé et du Tertiaire de Patagonie entre les faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 15: 1–568.
- Andreis, R.R., Mazzoni, M.M., and Spalletti, L.A. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, Provincia de Chubut, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 85–103.
- Andreis, R.R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo. Departamento de Escalante, Provincia del Chubut, República Argentina. *Obra del Centenario del Museo de La Plata* 4: 77–102.
- Arias, J.E., Alonso, R. y Malanca, S. 1978. Un gliptodontoideo de la Formación Piquete (Grupo Orán), provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista del Instituto de Ciencias Geológicas* 3: 175–188.
- Barrios, F. 2013. Presencia de *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) en la Formación Piquete (Plioceno–Pleistoceno temprano) de la provincia de Salta, Argentina: implicancias paleoambientales y sistemáticas. *Ameghiniana* 50: 522–534.
- Báez, A.M., and Gasparini, Z. 1977. Orígenes y evolución de los Anfibios y Reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana* 14: 149–232.
- Báez, A.M., and Gasparini, Z. 1979. The South American Herpetofauna: an evaluation of the fossil record. In: W.E. Duellman (Ed.), *The South American Herpetofauna: its Origin, Evolution, and Dispersal*. Museum of Natural History, University of Kansas, p. 29–54.
- Barbosa-Rodrigues, B. 1892. Les Reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellosia* 2: 41–46.
- Benton, M.J., and Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M. Benton (Ed.), *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, p. 295–338.
- Bertels, A. 1975. Bioestratigrafía del Paleoceno marino en la provincia del Chubut, República Argentina. *1° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas* 2: 271–316.
- Bertels, A. 1977. Paleogene foraminifera – South Atlantic. In: F.M. Swain (Ed.), *Stratigraphic micropaleontology of Atlantic Basins and borderlands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, p. 411–439.
- Bocquentin, J.C., and Souza Filho, J. 1990. O crocodiliano *Carandaisuchus* como sinonimia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). *Revista Brasileira de Geociências* 20: 230–233.
- Bona, P., Cladera, G., and de la Fuente, M.S. 1998. Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno Inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. *10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica* (Buenos Aires), *Actas* 1: 269–274.
- Bona, P. 2004. [Sistemática y biogeografía de las tortugas y los cocodrilos paleocenos de la Formación Salamanca, provincia de Chubut, Argentina]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, 185 p. Unpublished.]
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 435–445.
- Bona, P., Degrange, F.J., and Fernández, M.S. 2012. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record* 296: 227–239.
- Bona, P., and Desojo, J.B. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* 272: 780–795.
- Bona, P., and Paulina Carabajal, A. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa: An Australian Journal of Palaeontology* 37: 1–12.
- Bona, P., Riff, D., and Gasparini, Z.B. 2013a. Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103, p. 551–570. Doi: 10.1017/S175569101300042X
- Bona, P., Riff, D., and Gasparini, Z.B. 2013b. Los Alligatoridae del Mioceno tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. In: D. Brandoni, and J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, p. 84–96.
- Bona, P., Starck, D., Galli, C., Gasparini, Z., and Reguero, M. 2014. *Caiman* cf. *latirostris* (Alligatoridae, Caimaninae) in the Late Miocene Palo Pintado Formation, Salta province, Argentina: paleogeographic and paleoenvironmental considerations. *Ameghiniana* 51: 26–36.
- Bonaparte, J., Van Valen, L., and Kramarz, A. 1993. La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno inferior, de la provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14: 1–61.
- Bond, M., Carlini, A., Goin, F., Legarreta, L., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., and Uliana, M. 1995. Episodes in South Land Mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Palaeocene succession from Central Patagonia. *6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew), *Actas*: 47–58.
- Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios* 44: 33–44.
- Brandoni, D., and Scillato-Yané, G.J. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44: 427–434.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná*. Imprenta del Registro Oficial, Paraná, 107 p.
- Brochu, C.A. 1997. A review of "*Leidyosuchus*" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the late Cretaceous through Eocene of North

- America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 679–697.
- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy and historical biogeography of Alligatoroidea. In: T. Rowe, C.A. Brochu, and K. Kishi (Eds.), *Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea*. Society of Vertebrate Paleontology, Memoir 6, New York, 6, p. 9–100.
- Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 357–396.
- Brochu, C.A. 2004. Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 857–873.
- Brochu, C.A. 2010. A new alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1109–1126.
- Brochu, C.A. 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: 228–256.
- Brunetto, E., Noriega, J.I., and Brandoni, D. 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. In: D. Brandoni, and J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, 14, p. 13–27.
- Burmeister, G. 1883. Reprint of Bravard, 1858: Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 3: 45–94.
- Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por Don Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 95–173.
- Bywater-Reyes, S., Carrapa, B., Clementz, M., and Schoenbohm, L. 2010. Effect of late Cenozoic aridification on sedimentation in the Eastern Cordillera of northwest Argentina (Angastaco basin). *Geology* 38: 235–238.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina. *Museo Regionale di Historia Naturali di Torino, Monografia* 14: 1–949.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A., Casciotta, J., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F., Noriega, J., Scillato-Yané, G., Soibelzon, L., Tonni, E., Verzi, D., and Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos Province, Argentina. In: F.G. Aceñolaza, and R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina*. Serie de Correlación geológica del Instituto Superior de Correlación Geológica, Tucumán, Argentina, 14, p. 191–238.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J., and Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área Mesopotámica Argentina, procedencia estratigráfica y relaciones biogeográficas. *Miscelánea INSUGEO* 12: 49–64.
- Coutand, I., Carrapa, B., Deeken, A., Schmitt, A.K., Sobel, E., and Strecker, M.R. 2006. Orogenic plateau formation and lateral growth of compressional basins and ranges: Insights from sandstone petrography and detrital apatite fission-track thermochronology in the Angastaco Basin, NW Argentina. *Basin Research* 18: 1–26.
- Cuvier, G.L.C.F.D. Baron. 1807. Sur les différentes espèces de crocodiles vivants et sur leur caractères distinctifs. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle* 10: 8–66.
- Daudin, F.M. 1802. *Histoire naturelle, générale et particulière des Reptiles*. De L'Imprimerie de F. Dufart, Paris, 452 p.
- De Alba, E. 1953. Geología del Alto Paraná, en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 8: 129–161.
- D'Erasmo, G. 1934. Sopra alcuni avanzi di vertebrati fossili della Patagonia raccolta Dott. E. Feruglio. *Accademia della Science Fische e Matematiche Napoli, Atti* (2) 20 (8): 1–26.
- Deschamps, C.M., Vucetich, M.G., Montalvo, C.I., and Zárate, M.A. 2013. Capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae, Hydrochoerinae) and their bearing in the calibration of the late Miocene-Pliocene sequences of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 48: 145–158.
- Díaz, J.I., and Malizzia, D. 1983. Estudio geológico y sedimentológico del Terciario Superior del Valle Calchaquí (Dpto. San Carlos, Pcia. de Salta). *Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán, Boletín Sedimentológico* 2: 8–28.
- Feruglio, E. 1938. Relaciones estratigráficas entre el Patagoniano y el Santacruciano en la Patagonia Austral. *Revista del Museo de La Plata (nueva serie) I, Geología* 4: 129–159.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales* 2: 1–349.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Fortier, D., Brochu, C.A., and Souza Filho, J.P. 2009. The oldest record of *Caiman yacare*. *Journal of Vertebrate Paleontology (Supplement)* 29: 97.
- Gasparini, Z. 1968. Nuevos restos de *Rhamphostomopsis neogaeus* (Burm) Rusconi, 1933, (Reptilia, Crocodilia) del "Mesopotamiense" (Plioceno medio-superior) de Argentina. *Ameghiniana* 5: 299–311.
- Gasparini, Z. 1973. [Revisión de los Crocodilia (Reptilia) fósiles del Territorio Argentino: su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 158 p. Unpublished.].
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodilia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177–205.
- Gasparini, Z. 1985. Un Nuevo cocodrilo (Eusuchia) Cenozoico de América del Sur. *MME-DNPM Série Geologia Paleontologia, Estratigrafia* 2: 51–53.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodilians. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 159–184.
- Gasparini, Z., and Báez, A.M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. *1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán), *Actas* 2: 377–415.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M., and Donadío, O. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancia paleoambientales y evolución biogeográfica. *2º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Buenos Aires), *Actas* 2: 119–130.
- Galli, C.I., Ramírez, A., Barrientos, C., Reynolds, J., Viramonte, J.G., and Idleman, B. 2008. Estudio de proveniencia de los depósitos del Grupo Payogastilla (Mioceno Medio-Superior) aflorantes en el río Calchaquí, provincia de Salta, Argentina. *17º Congreso Geológico Argentino* (San Salvador de Jujuy), *Actas* 1: 353–354.
- Gebhard, J.A., Giudici, A.R., and Gascon, J.O. 1974. Geología de la comarca entre el Río Juramento y Arroyo Las Tortugas, provincia de Salta y Jujuy, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 24: 359–375.
- Gelfo, J.N., Goin, F.J., Woodburne, M.O., and De Muizon, C. 2009. Biochronological relationships of the Earliest South American Paleogene Mammalian Faunas. *Palaeontology* 52: 251–269.
- Gilmore, C.W. 1911. A new fossil alligator from the Hell Creek beds of Montana. *Proceedings of the United States National Museum* 9: 297–302.

- Gmelin, J. 1789. *Linnei Systema Naturae*. Beer, G. E. Leipzig, 1057 p.
- Gray, J.E. 1862. A synopsis of the species of alligators. *Annals and Magazine of Natural History* 3: 327–331.
- Hastings, A.K., Bloch, J.I., Jaramillo, C.A., Rincón, A.F., and Macfadden, B.J. 2013. Systematics and biogeography of crocodylians from the Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 239–263.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourke, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly, P.D., and Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la Provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221–243.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., and Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931.
- Iglesias, A., Wilf, P., Johnson, K.R., Zamuner, A., Cúneo, N.R., Matheos, S., and Singer, B.S. 2007. A Paleocene lowland macroflora from Patagonia reveals significantly greater richness than North American analogs. *Geology* 35: 947–950.
- Kuhn, O. 1933. Über Reste procoeler Crocodilier aus der obersten Kreide von Patagonien. *Palaeontologische Zeitschrift* 15: 81–93.
- Lambe, L.M. 1907. On a new crocodilian genus and species from the Judith River Formation of Alberta. *Transactions of the Royal Society of Canada* 4: 219–244.
- Langston, W. Jr. 1965. Fossil crocodilians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 52: 1–15.
- Langston, W. Jr., and Gasparini, Z. 1997. Crocodilians, *Gryposuchus*, and the South Americans gavials. In: R.F. Kay, N.H. Madden, R.L. Cifelli, and J.J. Flinn (Eds.), *Vertebrate paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution, Washington D.C., p. 113–154.
- Legarreta, L., and Uliana, M.A. 1994. Asociación de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfica-secuencial. *Ameghiniana* 31: 119–120.
- Lesta, P., and Ferello, R. 1972. Región extraandina de Chubut y Norte de Santa Cruz. En: A. Leanza (Ed.), *Geología Regional Argentina*. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, p. 601–654.
- Mauri, E. 1948. [Observaciones geológicas en el sudoeste de la Provincia de Salta, departamentos Cafayate, San Carlos, Molinos, Guachipas y LaViña. Y.P.F. internal report. Buenos Aires, 87 p. Unpublished.].
- Medem, F. 1983. *Los Crocodylia de Sur América*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 270 p.
- Méndez, I. 1966. Foraminíferos, edad y correlación estratigráfica del Salamanquense de Punta Peligro (45° 30 S; 67° 11 W) Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21: 127–157.
- Mendez Cidade, G., Barrios, F., Souza, R., and Bona, P. 2015. A new diagnosis, phylogenetic relationships and taxonomy of *Caiman lutescens* (Rovereto, 1912), Late Miocene, Argentina. *5° Congreso Latinoamericano de Paleontología Vertebrados* (Montevideo), *Actas*: 80.
- Mook, C.C. 1921. *Allognathosuchus*, a new genus of Eocene crocodilians. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44: 105–110.
- Norell, M.A. 1988. [Cladistic approaches to paleobiology as applied to the phylogeny of alligatorids. Ph.D. dissertation, Yale University, New Haven, Connecticut, 279 p. Unpublished.].
- Norell, M.A., Clark, J.M., and Hutchison, J.H. 1994. The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychampsia montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates* 3116: 1–26.
- Noriega, J.L., Carlini, A.A., and Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). *Serie de Correlación Geológica (INSUGEO)* 12: 71–76.
- Pascual, R., and Odreman Rivas, O. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. *4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 209–218.
- Patterson, B. 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodylia. *Herpetologica* 1: 43–54.
- Pinheiro, A.E.P., Fortier, D.C., Pol, D., Campos, D.A., and Bergqvist, L.P. 2013. A new *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from the Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology* 25: 327–337.
- Piña, C.I., and Argañaraz, B. 2000. Presencia del género *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Sup.–Plioceno), Entre Ríos, Argentina. In: F.G. Aceñolaza, and R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina*. Serie de Correlación geológica del Instituto Superior de Correlación Geológica, Tucumán, 14, p. 255–262.
- Price, L.I. 1964. Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 36: 59–66.
- Raigemborn, M.S., Krause, J.M., Bellosi, E., and Matheos, S.D. 2010. Redefinición estratigráfica del Grupo Río Chico (Paleógeno Inferior), en el Norte de la Cuenca del Golfo San Jorge, Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67: 239–256.
- Reynolds, J.H., Idleman, B.D., Hernández, R.M., and Naeser, C.W. 1994. Preliminary chronostratigraphic constraints on Neogene tectonic activity in the Eastern Cordillera and Santa Bárbara System, Salta Province, NW Argentina. *Annual Meeting Geological Society of America* (Seattle), *Abstracts* 26: A503.
- Riff, D., and Aguilera, O. 2008. The world's largest gharials *Gryposuchus*: Description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Palaeontologische Zeitschrift* 82: 178–195.
- Riff, D., Romano, P.S.R., Oliveira, G.R., and Aguilera, O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in Northern South America. In: C. Hoorn, and F.P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Wiley-Blackwell, Oxford, p. 259–280.
- Ringuelet, R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151–170.
- Rovereto, C. 1912. Los cocodrilos fósiles en las capas del Paraná. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 22: 339–368.
- Rusconi, C. 1933. Observaciones críticas sobre reptiles Terciarios de Paraná (Familia Alligatoridae). *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba* 20: 1–52.
- Rusconi, C. 1935. Observaciones sobre los gaviales fósiles Argentinos. *Anales de la Sociedad de Ciencias Argentina* 119: 203–214.
- Rusconi, C. 1937. Nuevo aligatorio del Paleoceno de Patagonia. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 8: 1–5.



- Salas-Gismondi, R., Flynn, J.J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Wesselingh, F.P., and Antonie, P.-O. 2015. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceedings Royal Society B* 282: 20142490. Doi: 10.1098/rspb.2014.2490.
- Sánchez-Villagra, M., and Aguilera, O. 2006. Neogene Vertebrates from Urumaco, Falcon State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 213–220.
- Scalabrini, P. 1887. *Cartas científicas al General Eduardo Racedo*. Museo de la Provincia de Entre Ríos, Tipografía y Encuadernación La Velocidad, Paraná, 209 p.
- Scheyer, T.M., and Moreno-Bernal, J.W. 2010. Fossil crocodylians from Venezuela in the context of South American faunas. In: M.R. Sánchez-Villagra, O.A. Aguilera, and A.A. Carlini (Eds.), *Urumaco & Venezuelan Paleontology: The fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, Bloomington & Indianapolis, p. 192–213.
- Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A.A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J.D., Quiroz, L., and Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature Communications* 4: 1907. Doi: 10.1038/ncomms2940.
- Sill, W.D. 1968. The Zoogeography of the Crocodilia. *Copeia* 1: 76–88.
- Simpson, G.G. 1933. A new crocodilian from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *American Museum Novitates* 623: 1–9.
- Simpson, G.G. 1937. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates* 965: 1–20.
- Somoza, R., Cladera, G., and Archangelsky, S. 1995. Una nueva tafoflora paleocena de Chubut, Patagonia. Su edad y ambiente de depositación. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew), *Actas*: 265–269.
- Spix, J.B. 1825. *Animalia nova sive Species novae lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis. MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J.B. de Spix. T.O. Weigel Lipsiae*, 26 p.
- Starck, D., and Anzótégui, L.M. 2001. The late Miocene climatic change- Persistence of a climatic signal through the orogenic stratigraphic record in northwestern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 763–774.
- Taplin, L.E., and Grigg, G.C. 1989. Historical zoogeography of the eusuchian crocodilians: a physiological perspective. *American Zoologist* 29: 885–901.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Toledo, N., and Bargo, M.S. 2012. On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of South America. In: B.D. Patterson, and L. Costa (Eds.), *Bones, Clones and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. University of Chicago Press, Chicago, p. 76–101.
- Vucetich, M.G., Arnal, M., Deschamps, C.M., Pérez, M.E., and Vieytes, E.C. 2015. A brief history of caviomorph rodents as told by the fossil record. In: A. Vassallo and D. Antonucci (Eds.), *Biology of caviomorph rodents; diversity and evolution*. Sociedad Argentina para el estudio de los Mamíferos, p. 11–62.
- Woodburne, M.O., Goin, F.J., Bond, M., Carlini, A.A., Gelfo, J.N., López, G.M., Iglesias, A., and Zimicz, A.N. 2014. Paleogene land mammal faunas of South America; a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of mammalian Evolution* 21: 1–73.

**Recibido:** 15 de junio 2015

**Aceptado:** 23 de octubre 2015

# METRIORHYNCHIDAE (CROCODYLOMORPHA: THALATTOSUCHIA) FROM UPPER JURASSIC–LOWER CRETACEOUS OF NEUQUÉN BASIN (ARGENTINA), WITH COMMENTS ON THE NATURAL CASTS OF THE BRAIN

YANINA HERRERA

CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Argentina.  
yaninah@fcnym.unlp.edu.ar

**Abstract.** Metriorhynchidae was the only Crocodylomorpha with a pelagic marine lifestyle. Related to this lifestyle, its peculiar body plan allows clearly differentiate them from others Crocodylomorpha. The fossil record of metriorhynchids from Tithonian–Berriasian levels of the Vaca Muerta Formation (Neuquén Basin, Argentina) is outstanding, in terms of quantitative and qualitative record. Its taxonomical diversity is composed by four taxa: *Cricosaurus araucanensis*, *Cricosaurus lithographicus*, *Dakosaurus andiniensis*, and *Purranisaurus potens*. This fossil record is also characterized by the tridimensional preservation of the materials and by the preservation of numerous natural endocasts of the skull cavities. Here, I made a description of the natural endocasts of the brain of *Cricosaurus araucanensis* together with a synthesis of the advances in the knowledge of these four taxa that were performed during the last years. The information that provides the endocasts, together with the quantity of endocasts, make of the Patagonian fossil record of metriorhynchids a key to the exploration and reconstruction of soft anatomy of these crocodylomorphs, and for the understanding of the physiological changes that accompanied the structural changes of the skeleton. Understanding these changes will allow defining the key innovations that allowed to the metriorhynchids conquer the pelagic environment, unparalleled among archosaurs.

**Key words.** *Cricosaurus*. *Dakosaurus*. *Purranisaurus*. Tithonian. Berriasian. Vaca Muerta Formation. Paleobiological aspects.

**Resumen.** METRIORHYNCHIDAE (CROCODYLOMORPHA: THALATTOSUCHIA) DEL JURÁSICO SUPERIOR–CRETÁCICO INFERIOR DE LA CUENCA NEUQUINA (ARGENTINA), CON COMENTARIOS SOBRE LOS MOLDES NATURALES DEL ENCÉFALO. Los Metriorhynchidae fueron los únicos Crocodylomorpha con un estilo de vida marino pelágico. Relacionado con este estilo de vida, su peculiar plan corporal permite diferenciarlos claramente de los demás Crocodylomorpha. El registro fósil de los metriorrinquidos titonienses–berriasienses de la Formación Vaca Muerta (Cuenca Neuquina, Argentina) es excepcional, tanto en términos cuantitativos como cualitativos. Su diversidad taxonómica está compuesta por cuatro taxones: *Cricosaurus araucanensis*, *Cricosaurus lithographicus*, *Dakosaurus andiniensis* y *Purranisaurus potens*. Este registro fósil también se caracteriza por la preservación tridimensional de los materiales y por la preservación de numerosos moldes naturales de las cavidades del cráneo. En este trabajo se presenta una descripción de los moldes naturales del encéfalo de *Cricosaurus araucanensis* junto con una síntesis de los avances en el conocimiento realizados, en los últimos años, sobre estos cuatro taxones argentinos. La calidad de la información que aporta los moldes naturales, sumado a la cantidad de moldes recuperados, hacen del registro patagónico una pieza clave para la exploración y reconstrucción de la anatomía blanda de estos crocodylomorfos, y para la comprensión de los cambios fisiológicos que acompañaron los cambios estructurales del esqueleto. La comprensión de estos cambios permitirá delimitar las innovaciones evolutivas claves que le permitieron a los metriorrinquidos la conquista, sin paralelo entre los arcosaurios, del medio pelágico.

**Palabras clave.** *Cricosaurus*. *Dakosaurus*. *Purranisaurus*. Titoniense. Berriasiense. Formación Vaca Muerta. Aspectos paleobiológicos.

THROUGHOUT the Neuquén Basin (west-central Argentina), several localities have yielded abundant and well-preserved Mesozoic marine reptiles remains. They come from Early Jurassic to Early Cretaceous levels and constitute the most diverse marine herpetofauna from Gondwana. This remarkable assemblage is mainly conformed by ichthyo-

saur, pliosaurs, marine testudines, and metriorhynchids (Gasparini and Fernández, 2005, 2011).

Metriorhynchidae was a successful group of crocodylomorphs that differs from all other crocodylomorphs by: paddle-like forelimbs, hypocercal tail, osteoporotic-like bone tissue, loss of osteoderms (e.g., Fraas, 1902; Andrews,

1913; Hua and Buffrénil, 1996; Young *et al.*, 2010), and enlarged external carotid foramen and canal, enlarged and highly vascularised nasal salt gland, preorbital fenestra related with the drainage of salt gland, and reduced olfactory tract and bulbs (Fernández and Gasparini, 2000, 2008; Fernández and Herrera, 2009; Pol and Gasparini, 2009; Fernández *et al.*, 2011; Herrera *et al.*, 2013a; Herrera and Vennari, 2015). Metriorhynchidae is a Middle Jurassic to Early Cretaceous group that mainly lived in the Tethys and Pacific oceans. Regarding South America, the oldest record of metriorhynchids from Argentina comes from upper Bathonian (Middle Jurassic) of Los Molles Formation (Gasparini *et al.*, 2005). However, the fossil record of metriorhynchids is particularly abundant, and well preserved, in Tithonian–Berriasian levels of the Vaca Muerta Formation.

The first detailed studies of metriorhynchids from Argentina (*e.g.*, Gasparini, 1973a; Gasparini and Dellapé, 1976) were originated from the doctoral thesis performed by Dr. Zulma Brandoni de Gasparini (Gasparini, 1973b). Later, she also conducted a series of studies about Chilean (*e.g.*, Gasparini and Chong Díaz, 1977; Gasparini *et al.*, 2000) and Cuban (*e.g.*, Gasparini and Iturralde-Vinent, 2001) metriorhynchids. For almost 30 years, her work was focused in the description of new taxa and the study of their paleobiogeographic relations with Tethys fauna (*e.g.*, Gasparini and Dellapé, 1976; Gasparini and Chong Díaz, 1977; Vignaud and Gasparini, 1996; Gasparini *et al.*, 2000). In the late 90s, the finding of some natural casts of the nasal salt gland of *Cricosaurus araucanensis* in the collection of the División Paleontología Vertebrados (Museo de La Plata) was the base of a series of works in which paleobiological aspects of Patagonian metriorhynchid began to be analyzed. Fernández and Gasparini (2000, 2008), Fernández and Herrera (2009), and Herrera *et al.* (2013a) described the natural casts of the preorbital region (*i.e.*, nasal gland, paranasal sinus system and related structures) of the skull.

The latest Patagonian metriorhynchids review was made by Pol and Gasparini (2007). Since that date a lot of progresses were made, mainly in some paleobiological aspects of the group. Here I review the advances in the knowledge of the group in Argentina for the four Late Jurassic–Early Cretaceous taxa found in several localities of the Vaca Muerta Formation (Neuquén Basin), which were previously

studied by Zulma Gasparini. Additionally, and mostly based on the material found in the fieldtrips conducted in 2008–2011 in the Pampa Tril area (Vaca Muerta Formation), a description of the natural brain endocasts of *Cricosaurus araucanensis* is included.

**Institutional abbreviations.** **MHNSR**, Museo de Historia Natural de San Rafael, San Rafael, Mendoza, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MJCM**, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Juan Cornelio Moyano”, Mendoza, Argentina; **MOZ**, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Prof. Dr. Juan A. Olsacher”, Zapala, Neuquén, Argentina.

## METRIORHYNCHIDS FROM VACA MUERTA FORMATION

Based on the supra-generic taxonomy of Metriorhynchoidea updated by Young and Andrade (2009), Young *et al.* (2010, 2011), and Cau and Fanti (2011), the Late Jurassic–Early Cretaceous Argentinean metriorhynchids are included in the Rhacheosaurini and Geosaurini tribes. Rhacheosaurini are mainly characterized by having gracile skulls with long and tubular snouts, and acute carinated teeth without true denticles in the carinae (*e.g.*, *Cricosaurus*), whereas Geosaurini have strong skull, bicarinated, large and robust teeth with a row of true denticles along the carinae (*e.g.*, *Dakosaurus*).

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Superorder CROCODYLOMORPHA Walker, 1970

Infraorder THALATTOSUCHIA Fraas, 1901

Family METRIORHYNCHIDAE Fitzinger, 1843 (*sensu* Young and Andrade, 2009)

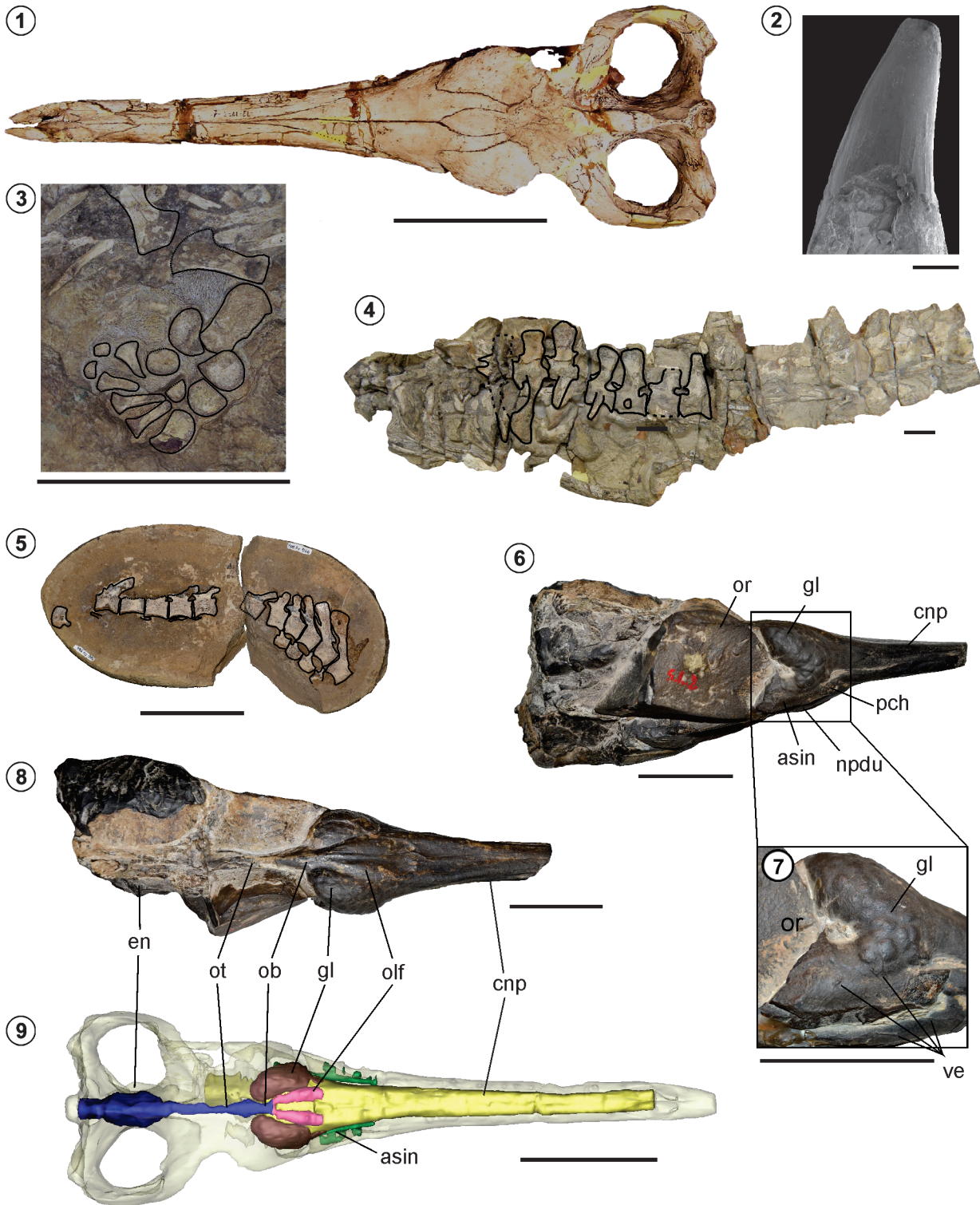
Subfamily METRIORHYNCHINAE Fitzinger, 1843 (*sensu* Young and Andrade, 2009)

Tribe RHACHEOSAURINI Young, Bell and Brusatte, 2011

Genus *Cricosaurus* Wagner, 1858

**Type species.** *Steneosaurus* [sic] *elegans* Wagner, 1852. Early Tithonian, Mörsheim Formation, Germany.

*Cricosaurus araucanensis* (Gasparini and Dellapé, 1976)  
Figures 1–2



**Figure 1.** *Cricosaurus araucanensis*. 1, MLP 72-IV-7-1, skull in dorsal view; 2, MLP 72-IV-7-4, maxilar tooth in lingual view; 3, MLP 73-II-27-1, left forelimb in ventral view; 4, MLP 73-II-27-6, postcranial elements in left lateral view; 5, MOZ-PV 066, caudal vertebrae in left lateral view showing the tail bend region; 6, MLP 76-XI-19-1, natural endocast in right lateral view; 7, detail of nasal salt gland in ventrolateral view; 8, MLP 76-XI-19-1, natural endocast in dorsal view; 9, MLP 72-IV-27-1 reconstructed skull, paranasal sinuses and other cephalic components in dorsal view. Scale bars= 1, 5, 9, 100 mm; 2, 1 mm; 3, 6–8, 50 mm; 4, 30 mm. Abbreviations: **asin**, antorbital sinus; **cnp**, nasal cavity proper; **en**, endocast of brain cavity; **gl**, exocrine gland; **npdu**, nasopharyngeal duct; **ob**, olfactory bulb; **olf**, olfactory region of the nasal cavity; **or**, orbit; **ot**, olfactory tract; **pch**, primary choana; **ve**, vessel.



**Holotype.** MLP 72-IV-7-1, complete skull and mandible, and postcranial elements comprised by five postaxial cervical vertebrae, 16 dorsal vertebrae, two sacral and four caudal vertebrae, ribs, gastralia, haemal arches, incomplete pectoral girdle and forelimbs, and incomplete pelvic girdle and hind limbs.

**Referred material.** Specimens MPL 72-IV-7-2, MLP 72-IV-7-3, MLP 72-IV-7-4, MLP 72-IV-7-10, MLP 73-II-27-1, MLP 73-II-27-6, MLP 86-XI-5-7, MLP 86-XI-10-6\*, MLP 86-XI-10-7, MLP 92-III-6-1\*, MOZ-PV 066 are represented by skeletal elements (partially preserved skulls and/or postcranial elements, in a few cases [\*] portions of natural endocasts are exposed), whereas the specimens MLP 73-II-27-3, MLP 76-XI-19-1, MLP 84-V-1-1, MOZ-PV 7201, MOZ-PV 7202, MOZ-PV 7204, MOZ-PV 7207, and MOZ-PV 7261 are natural endocasts of the skull cavities.

**Occurrence.** The holotype and the specimens MPL 72-IV-7-2, MLP 72-IV-7-3, MLP 72-IV-7-4, MLP 72-IV-7-10, MLP 86-XI-5-7, MLP 73-II-27-6, MLP 86-XI-10-6, and MLP 92-III-6-1 were found in Cerro Lotena (Portada Covunco Member, middle Tithonian). Specimens MLP 73-II-27-1, MLP 73-II-27-2, MLP 73-II-27-4, MLP 73-II-27-5, and MLP 73-II-27-3 came from Tithonian sediments of the Bosque Petrificado (about 7 km to southwest of Cerro Lotena). MLP 86-XI-10-7 was found in Cerro Granito (Tithonian). MOZ-PV 7202, MOZ-PV 7203, MOZ-PV 7204, MOZ-PV 7207 were found in Yesera del Tromen-Pampa Tril (Tithonian-Berriasian). All these sites are located in Neuquén Province. MLP 76-XI-19-1 and MLP 84-V-1-1 were found in Tithonian levels of Sierra de Reyes in Mendoza Province.

**Comments.** Gasparini and Dellapé (1976) nominated the species as *Geosaurus araucanensis* and described an excellent three-dimensional preserved skull. More than 30 years after its nomination *Geosaurus araucanensis* was re-assigned to *Cricosaurus*, based on the proposal of Young and Andrade (2009). *Cricosaurus araucanensis* is one of the most complete and best-known taxon of the cosmopolitan genus *Cricosaurus*. In its original description, the authors mentioned the postcranial elements preservation associated to the skull but they did not describe them. Worldwide, the postcranial elements of metriorhynchids in general are poorly documented in comparison with their skulls. The postcranial description of *C. araucanensis* revealed that the

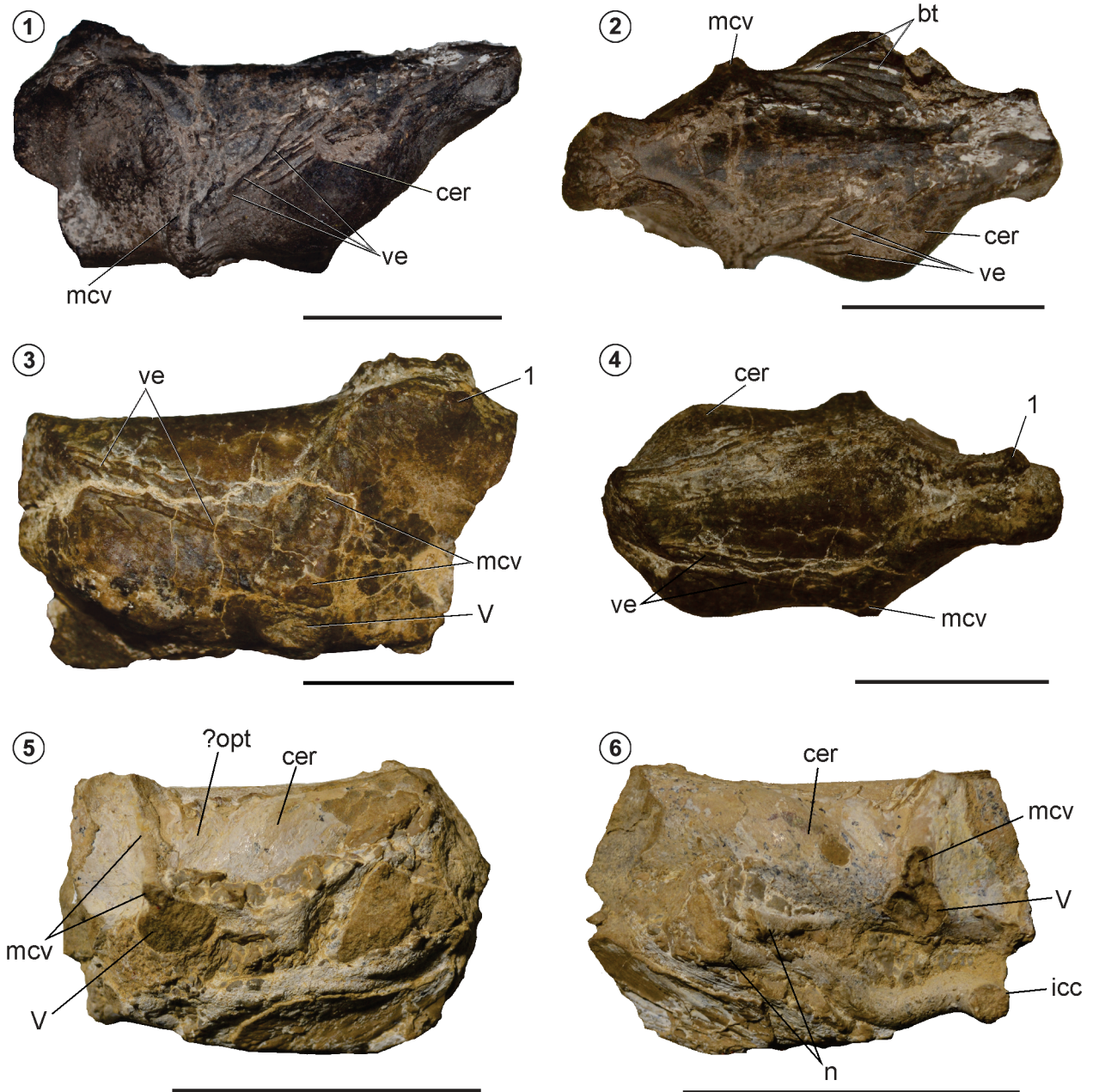
deeply modified forelimbs transformed as paddles and its poor ossification, together with the delayed timing of neurocentral closure, which was observed in caudal vertebrae, are related with the occurrence of skeletal paedomorphosis, a widespread heterochronic process among secondarily adapted aquatic reptiles (Herrera *et al.*, 2009, 2013b; Herrera, 2012). The morphology of the caudal region with the transverse processes of the first caudal vertebrae ventrally deflected, and the reduction of the fourth trochanter, suggested a reduction of the hypaxial musculature allowing an increase in the epaxial musculature (Herrera *et al.*, 2013b). Additionally, the shape and the reduced size of the pelvic girdle of metriorhynchids indicate a reduction in available space for hind limb's muscles and therefore a reduction of the musculature of the limb. This suggests that some movements of the hind limb were limited and probably do not allow to metriorhynchids to move in land (Herrera *et al.*, 2014a). According to the body length estimation (2.6 m) *Cricosaurus araucanensis* is the smallest metriorhynchid found in the Neuquén Basin, similar in body length to *Cricosaurus vignaudi* (Frey, Buchy, Stinnesbeck, and López-Oliva, 2002) and larger than *Cricosaurus elegans* (Wagner, 1852) (1.4 m) (Herrera, 2012).

The first description of a metriorhynchid natural endocast corresponds to the description of the nasal salt gland of *Cricosaurus araucanensis* made by Fernández and Gasparini (2000). In 2008, Fernández and Gasparini proposed that the hypertrophied salt gland of *C. araucanensis* had a high excretory capability and that *C. araucanensis* represents an advanced stage of the basic physiological model to marine adaptations in reptiles. Fernández and Herrera (2009) described the natural snout endocasts and proposed that the modifications of the paranasal sinus system were associated with the internalization of the antorbital cavity and the development of a neomorphic opening for salt glands drainage (*i.e.*, preorbital opening and fossa). The more recent study of the natural snout endocasts includes the construction of a digital cast based on CT scan of the holotype (Herrera *et al.*, 2013a). This study indicates that the skeletal changes of metriorhynchids were coupled with changes in the soft anatomy of cephalic structures. The comparison between the natural and digital cast showed that both data are congruent, and they can be combined to generate an

accurate reconstruction, which improves our knowledge of the preorbital anatomy of metriorhynchids. Based on this study the authors proposed that the nasal salt glands were structures highly vascularised, and the reduction of the olfactory bulbs and tract indicates that the aerial olfaction

was not well developed in this group.

A significant number of well-preserved natural casts of the brain of *Cricosaurus araucanensis* (Fig. 2) were recently exhumed in Tithonian levels of the Vaca Muerta Formation, in the Pampa Tril area (Herrera *et al.*, 2014b). Only in the



**Figure 2.** *Cricosaurus araucanensis* natural brain endocast. 1–2, MOZ-PV 7201; 1, right lateral view; 2, dorsal view; 3–4, MOZ-PV 7261; 3, left lateral view; 4, dorsal view; 5–6, MLP 73-II-27-3; 5, right lateral view; 6, left lateral view. Scale bars= 1–4, 25 mm; 5–6, 100 mm. Abbreviations: **bt**, bone tissue; **cer**, cerebral hemisphere; **icc**, internal carotid canal; **mcv**, middle cerebral vein; **n**, cranial nerves canals; **?opt**, optic lobe; **ve**, vessel; **1**, tube-like cavity; **V**, cranial nerve foramen and/or canal.

specimen MLP 76-XI-19-1 the endocast is completely preserved, from the olfactory bulbs to the medulla oblongata, but it is not completely exposed (Fig. 1.6, 8). In most of the specimens the olfactory tract and bulbs are not preserved. The endocasts are elongated and the angles formed by the hindbrain, midbrain and forebrain are not developed, and the cerebral hemisphere are laterally extended (Figs. 1.6, 2). Conspicuous blood vessel fillings cover almost all the dorsal surface of the cerebral hemispheres (Fig. 2.1–4). In some specimens, between these blood vessel fillings, there is bone tissue preserved (Fig. 2.2). In the lateral view of the endocasts there is a bilobate filling with the posterodorsal lobule much smaller than the anteroventral one. The small lobule corresponds to the middle cerebral vein and the large to the trigeminal nerve/ganglion (Fig. 2.). In MOZ PV 7201 (Fig. 2.2) the blood vessel fillings that cover the cerebral hemispheres are connected to the middle cerebral vein. In MLP 73-II-27-3, between the cerebral hemispheres and the middle cerebral vein, a small protuberance is recognized. This structure would correspond to the optic lobe (Fig. 2.5). In MLP 73-II-27-3 conspicuous filling of cranial nerves are preserved (Fig. 2.6). The proximal portion of cavity 1 of Fernández *et al.* (2011), cavity that connects the dorsal longitudinal venous sinus with the cranio-quadrato foramen, was identified in both sides of MOZ-PV 7261 (Fig. 2.3–4), and in the digital cast of the holotype of *Cricosaurus araucanensis* (Herrera *et al.*, in progress). In MOZ-PV 7261 the proximal portion of the cavity 1 is preserved as a protuberance in the dorsoposterior region of the brain (Fig. 2.3–4).

*Cricosaurus lithographicus* Herrera, Gasparini and  
Fernández, 2013

Figure 3

**Holotype.** MOZ-PV 5787, complete skull with articulated lower jaws, postcranium composed by cervical, dorsal, sacral and caudal vertebrae, an isolated pectoral girdle element, incomplete forelimb and hind limb, pelvic girdle elements.

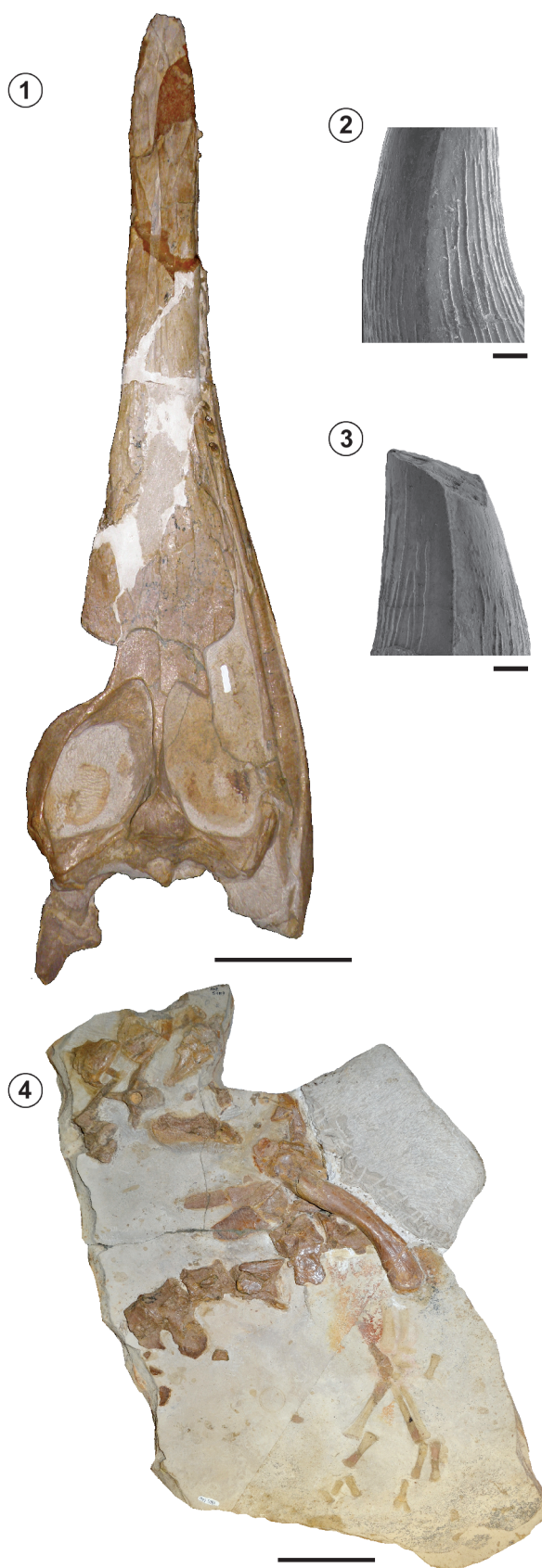


Figure 3. *Cricosaurus lithographicus*, MOZ-PV 5787. 1, skull in dorsal view; 2–3, posterior dentary tooth; 2, carina in distal view; 3, carina in mesial view; 4, postcranial elements. Scale bars= 1, 4, 100 mm; 2–3, 1 mm.



**Occurrence.** Upper lower–middle upper Tithonian levels of El Ministerio quarry, Los Catutos Member (Neuquén Province).

**Comments.** *Cricosaurus lithographicus* was the second species of *Cricosaurus* described for the Neuquén Basin. The material designated as *Cricosaurus lithographicus* by Herrera *et al.* (2013c) had previously been briefly mentioned and illustrated (e.g., Gasparini *et al.*, 1995; Gasparini and Fernández, 2005, 2011). This species, with a body length of approximately 3.36 m (Herrera, 2012), is the largest Rhacheosaurini from the Vaca Muerta Formation. The main difference between *C. lithographicus* and *C. araucanensis* lies in the dentition. Both species have bicarinated teeth with a smooth carina on the mesial and distal margin. In *C. lithographicus*, the number of maxillary teeth is fewer and the interalveolar spaces are larger than in *C. araucanensis*. Also, in the former taxon, the teeth have conspicuous, but not continuous, longitudinal ridges that run along the crown, except in the apical region that is smooth (Fig. 3.2–3), whereas in *C. araucanensis* the teeth have fine longitudinal ridges (Fig. 1.2) only visible under high magnification (e.g., SEM analysis).

Herrera *et al.* (2013c) found *C. lithographicus* nested with *Cricosaurus macrospondylus* (Koken, 1883) and *Cricosaurus araucanensis* in a polytomy. More recently, *Cricosaurus lithographicus* was found as the sister taxon of *C. macrospondylus*, with *Cricosaurus araucanensis* as the sister taxa of this clade (Herrera *et al.*, 2015).

Subfamily GEOSAURINAE Lydekker, 1889 (*sensu* Young and Andrade, 2009)

Tribe GEOSAURINI Lydekker, 1889 (*sensu* Cau and Fanti, 2011)

Genus *Dakosaurus* Quenstedt, 1856

**Type species.** *Geosaurus maximus* Plieninger, 1846. Upper Kimmeridgian, Staufen bei Giengen, Baden-Württemberg, Germany.

*Dakosaurus andiniensis* Vignaud and Gasparini, 1996

Figure 4.1

**Holotype.** MHNSR PV 344, an isolated rostrum slightly eroded.

**Referred material.** MOZ-PV 026, anterior region of the snout and preorbital natural endocast; MOZ-PV 6140, anterior

mandibular fragment; MOZ-PV 6146, skull with articulated lower jaws and fragmentary postcranial remains.

**Occurrence.** The holotype was found in Tithonian–Berriasian levels of the Catan Lil, Barranca River (Malargüe, Mendoza Province). Specimen MOZ-PV 026 was found in Tithonian levels of Mallín Quemado area (Neuquén Province), MOZ-PV 6140 and MOZ-PV 6146 were found in Yesera del Tromen-Pampa Tril area (Neuquén Province), in Berriasian and Tithonian levels respectively.

**Comments.** In 2009, Pol and Gasparini made a comprehensive description of the an almost complete and three dimensionally preserved skull and lower jaws of *Dakosaurus andiniensis* (MOZ-PV 6146), which is characterized by a short and high snout with ziphodont dentition. Phylogenetic analyses showed that *Dakosaurus andiniensis* is the sister taxon of *D. maximus*, a form of the Jurassic of Europe (Pol and Gasparini, 2009; Young *et al.*, 2012; Herrera *et al.*, 2015; Wilberg, 2015). Based on skull length of MOZ-PV 6146, the body length estimation is 4.20 m (Herrera, 2012). In 2010, in the Mallín Quemado area, one skull of *D. andiniensis* that includes the natural endocasts of the snout was found (Fernández *et al.*, 2010, 2012). The natural endocast reveals the presence of enlarged salt gland, the internalization of the antorbital cavity, and probably the presence of the sub-orbital diverticula (Fernández *et al.*, 2012), however deeper studies are necessary and are being performed by Fernández *et al.* Also, in the same level, was found a quite articulated hind limb, probably referable to the same taxon (Fernández *et al.*, 2012).

*Dakosaurus* cf. *D. andiniensis*

Figure 4.2–4

**Referred material.** MOZ-PV 089, skull incompletely preserved that includes the orbital and post-orbital regions as well as the exposed natural endocast of the brain cavity.

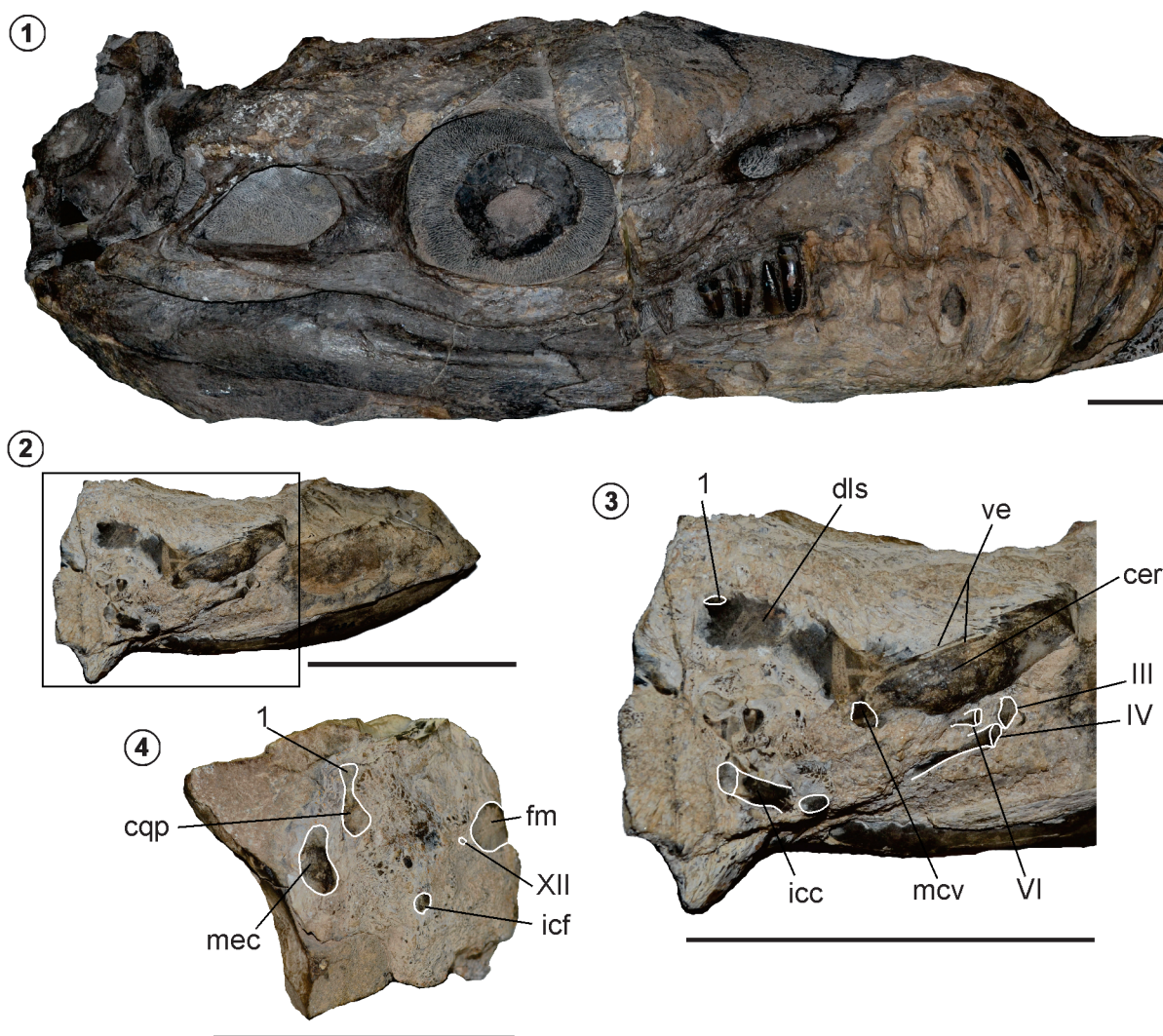
**Occurrence.** Vega de Escalone locality (Neuquén Province) in the uppermost Tithonian levels (*Substeueroceas koeneni* Biozone-uppermost Tithonian to lowermost Berriasian).

**Comments.** Based on the absent of diagnostic features, a more accurate determination could not be done (Herrera and Vennari, 2015). However, its description constituted the first detailed report of the brain endocast morphology and cranial nerves of a metriorhynchid.



The endocast has an anteroposteriorly elongated cerebral hemispheres and conspicuous blood vessel fillings covering almost all the dorsal surface of the hemispheres (Fig. 4.3). The bone tissue preserved between the blood vessel fillings, suggested that the dural envelope of this region was thin and that the cerebral hemispheres filled most of the cavity (Herrera and Vennari, 2015). The infilling of the cranial nerves III, IV and VI were identified (Fig. 4.3). One of them (CN III) is markedly enlarged (in diameter and com-

pared with *Gavialis gangeticus*) and, based on this, was proposed that the eyeball of metriorhynchids might have had a great mobility and a great visual range (Herrera and Vennari, 2015). On the other hand, the distal portion of cavity 1, and an enlarged internal carotid canal were recognized in the natural endocast (Fig. 4.3–4). These structures were previously identified in a digital cast of the Chilean metriorhynchid '*Metriorhynchus*' cf. '*M. westermanni*' by Fernández *et al.* (2011).



**Figure 4.** 1, *Dakosaurus andiniensis*, MOZ-PV 6146, skull in right lateral view; 2–4, *Dakosaurus* cf. *D. andiniensis*, MOZ-PV 089; 2, right lateral view showing the region of interest; 3, detail of endocast; 4, left latero-occipital view. Scale bars= 100 mm. Abbreviations: cer, cerebral hemisphere; cqp, cranioquadrate passage; dls, dorsal longitudinal sinus; fm, foramen magnum; icc, internal carotid canal; icf, internal carotid foramen; mec, middle ear cavity; mcv, middle cerebral vein; ve, vessel; 1, tube-like cavity; III, IV, VI, XII, cranial nerves foramen and/or canals.

Genus *Purranisaurus* Rusconi, 1948a

Figure 5

**Type species.** *Purranisaurus potens* Rusconi, 1948a. Arroyo del Cajón Grande, southwest of Malargüe Department, Mendoza Province. Upper Tithonian–lower Berriasian of Vaca Muerta Formation (biozone of *Substeueroceras koeneni*, Vennari *et al.*, 2014).

**Holotype.** MJCM PV 2060, skull incompletely preserved without the most anterior portion; incomplete left lower jaw.

**Comments.** This taxon corresponds to the first metriorhynchid skull described in Argentina, although it was originally described as a plesiosaur (Rusconi, 1948a,b) and then reassigned to Nothosauria (Rusconi, 1967). Years later, some authors placed *Purranisaurus potens* in ‘Crocodylia’ or ‘Metriorhynchidae?’ (e.g., Romer, 1956; Kuhn, 1968; Gasparini, 1973a). During decades the systematic status of *P. potens* has been debated (see Gasparini, 1973a, 1985; Buffetaut, 1982; Vignaud, 1995; Pol and Gasparini, 2007; Young *et al.*, 2010; among others) but the poor preparation of this specimen precluded its determination. A recent preparation of the material allowed its redescription as well as the exploration of its phylogenetic relationships (see Herrera *et al.*, 2015). Hitherto *Purranisaurus* is a monotypic genus for South America, and *P. potens* is the second Geosaurini genus described for Argentina. The skull is incompletely preserved, thus an estimation of body length can not be made.

## DISCUSSION

The Upper Jurassic and Lower Cretaceous fossil record of Patagonian metriorhynchids is outstanding, both in quantity and quality, although taxonomical diversity is lower than that of the reported for the Tethys. In the South American margins of the Eastern Pacific no metriorhynchid have been collected from Oxfordian and Kimmeridgian levels, while in the Tethys and Hispanic Corridor (Mexico and Cuba) several taxa have been found (e.g., Gasparini and Iturralde-Vinent, 2001; Buchy *et al.*, 2007; Buchy, 2008; Young *et al.*, 2012, 2013). In Patagonia, Oxfordian–Early Kimmeridgian marine levels are restricted to marine platform limestones (La Manga Formation) and evaporites (Auquilco Formation) without evidences of vertebrates, whereas the Kimmerid-

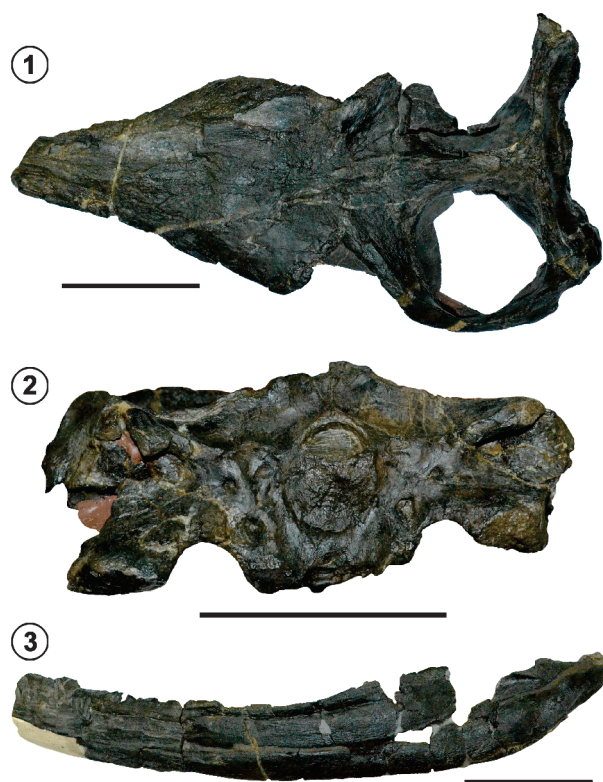


Figure 5. *Purranisaurus potens*, MJCM PV 2060. 1, skull in dorsal view; 2, skull in occipital view; 3, left mandibular ramus in lateral view. Scale bars = 100 mm.

gian is represented by continental (Tordillo Formation) and volcanics (Río Damas Formation) deposits (A.C. Garrido, pers. comm.). During the Tithonian–Berriasian the diversity of Patagonia metriorhynchids is also lower than in the Tethys however, this could be due to uneven collecting efforts. The major taxonomic diversity of Patagonian metriorhynchids have been collected in upper Tithonian–lower Berriasian levels of the Vaca Muerta Formation, and includes at least three different taxa: *Dakosaurus andinensis*, *Cricosaurus araucanensis* and *Purranisaurus potens*. *Dakosaurus* sp. and *Cricosaurus* sp. have also been recorded in the Hispanic Corridor. Based on the exhaustive systematic revisions performed by Young and Andrade (2009) and Young *et al.* (2012) and what we know so far, both western Tethys and Eastern Pacific probably had endemics genera for the Tithonian–Berriasian such as: *Plesiosuchus*, *Geosaurus*, *Rhacheosaurus* (for the western Tethys), and *Purranisaurus* for Patagonia. No endemic genera of metriorhynchids are recognized for the Hispanic Corridor.

Some undescribed Patagonian specimens need to be described. These new materials, as well as paleontological prospections of poorly sampled areas of Patagonia, will help to test whether the differences in the evolutionary scenarios between the western Tethys and Eastern Pacific faunas are due to uneven fossil sampling or not.

### **Natural casts of the brain**

The information on natural and/or artificial brain casts of thalattosuchians in general, and metriorhynchids in particular, is scarce. In this way, the description of the Geosaurini brain endocast of *Dakosaurus* cf. *D. andiniensis* improved the scarce knowledge of the neuroanatomy of metriorhynchids.

Based on the available information, in *Cricosaurus araucanensis*, *Dakosaurus* cf. *D. andiniensis*, as well as in a teleosaurid (Seeley, 1880), *Steneosaurus pictaviensis* (Wharton, 2000), and '*Metriorhynchus*' cf. '*M. westermanni*' (Fernández *et al.*, 2011) the angles formed by the hindbrain, midbrain and forebrain are much less developed than in extant crocodiles (e.g., *Caiman crocodylus*, Hopson, 1979: fig. 1B; *Crocodylus johnstoni*, Witmer *et al.*, 2008: fig. 6.3A; *Caiman yacare*, Bona and Paulina Carabajal, 2013: fig. 6B) and less developed than in some extinct crocodyliforms (e.g., *Pholidosaurus meyeri*, Hopson, 1979: fig. 10; *Caiman gasparinae*, Bona and Paulina Carabajal, 2013: fig. 6A). In the mosasaur *Platecarpus* (Hopson, 1979: fig. 8) and in an ichthyosaur (Marek *et al.*, 2015: fig. 11A–B) the brain casts seems to be much flexed than in metriorhynchids. In comparison with other marine reptiles, metriorhynchids brain endocast are elongated, as in nothosaurs, plesiosaurs and ichthyosaurs, and the cerebral hemispheres are somewhat enlarged as in an ichthyosaur (Marek *et al.*, 2015). If the identification of the optic lobe in *Cricosaurus araucanensis* is correct, this structure is small in comparison with that of ichthyosaurs (Marek *et al.*, 2015: fig. 10). Seeley (1880) described a deep excavation in the posterodorsal region of the braincase of a teleosaurid, and he interpreted this cavity as for the optic lobe. However, this cavity probably corresponds to a part of the cavity 1 or a part of a venous sinus, and not to the cavity for the optic lobe. As in *Cricosaurus araucanensis*, in *Steneosaurus pictaviensis* the optic lobe appears to be small (Wharton, 2000: fig. 1a).

Based on the current knowledge, metriorhynchids endocasts ('*Metriorhynchus*' cf. '*M. westermanni*', *Dakosaurus* cf. *D. andiniensis*, and *Cricosaurus araucanensis*) share the following features: conspicuous blood vessel fillings that cover almost all the dorsal surface of the cerebral hemispheres, an enlarged internal carotid canal, conspicuous filling of cranial nerves III, IV and XI, and the cavity that connects the dorsal longitudinal venous sinus with the cranio-quadrate foramen. However, fine details (as the blood vessel fillings and nerves) are only recognized in the endocasts, a similar situation was described for the natural and digital cast of the preorbital region of *Cricosaurus araucanensis* (Herrera *et al.*, 2013a). The presence of the same endocasts features in Geosaurini and Rhacheosaurini tribes suggests that they were widely distributed within metriorhynchids, and that could be related with adaptations to a pelagic lifestyle.

A more exhaustive analysis of the metriorhynchid endocasts (natural and digital) is fundamental to determine if the identification of the optic lobe is correct, as well as to understand the biological/functional significance of the poorly developed flexures in the brain of metriorhynchids, and the brain vascular system, among other features. Improving the knowledge of these topics is essential to understand the secondary adaptation of the metriorhynchids to the pelagic environment, adaptation unique among Archosauria.

### **Future perspectives of the study of Patagonian metriorhynchids**

The most remarkable peculiarities of the Patagonian metriorhynchid fossil records are the excellent preservation of their skeletons (in most cases the specimens are tridimensionally preserved) and the preservation of the natural endocasts of the skull cavities. These outstanding fossil records would allow us to continue exploring interesting paleobiological aspects such as the analysis of sensory capabilities (vision, olfaction and hearing) and their relationships with physiological and behavioural attributes. The current evidence suggests that the soft anatomy of the brain in metriorhynchids seems to be as modified and could be coupled with skeletal changes (as the soft anatomy of the snout, and the postcranium), in relation of their pelagic lifestyle. Ongoing contributions will allow determining detailed information regarding these modifications and their



significance in the secondary adaptation of metriorhynchids to the pelagic environment.

## ACKNOWLEDGMENTS

I thank A. Garrido (MOZ) for his rewarding support in the fieldtrips and the accurate stratigraphic information of the material. A. Garrido and B. Bollini (MOZ) for access to fossil material. I would also like to thank M.S. Fernández (MLP) for its comments and helpful discussions on a draft of this paper and Natalia Magnani who revised the English grammar. Comments from D. Pol and M. Young greatly improved the manuscript. My special thanks go to Zulma Gasparini for her continuous support, affection, and generosity. She has accompanied my work with invaluable advices based on her comprehensive knowledge. This research has been partially supported by the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICTs 2012-0748, 2013-0618), CONICET (PIP 0433), and Programa de Incentivos N749/14, UNLP, Argentina.

## REFERENCES

- Andrews, C.W. 1913. *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Part II*. British Museum (Natural History), London, 206 p.
- Bona, P., and Paulina Carabajal, A. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37: 462–473.
- Buchy, M.-C. 2008. New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 249: 1–8.
- Buchy, M.-C., Stinnesbeck, W., Frey, E., and Gonzalez, A.H. 2007. Première mention du genre *Dakosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia) dans le Jurassique supérieur du Mexique. *Bulletin Société Géologique de France* 178: 63–69.
- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodyliens mésosuchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France* 60: 1–88.
- Cau, A., and Fanti, F. 2011. The oldest known metriorhynchid crocodylian from the Middle Jurassic of North-eastern Italy: *Neptunidraco ammoniticus* gen. et sp. nov. *Gondwana Research* 19: 550–565.
- Fernández, M., and Gasparini, Z. 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* 33: 269–276.
- Fernández, M., and Gasparini, Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* 95: 79–84.
- Fernández, M.S., and Herrera, Y. 2009. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 702–714.
- Fernández, M.S., Gasparini, Z., and Herrera, Y. 2010. Tithonian marine herpetofaunas from the Neuquén Basin (Northwest Patagonia, Argentina). *International Symposium on Triassic and later Marine Vertebrate Faunas* (Beijing), *Program and Abstract*: 22–30.
- Fernández, M.S., Carabajal, A.P., Gasparini, Z., and Chong Díaz, G. 2011. A metriorhynchid crocodyliform braincase from northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 369–377.
- Fernández, M.S., Garrido, A., Hiriart, L., Herrera, Y., and Talevi, M. 2012. Reptiles marinos titonianos (Jurásico Superior) recuperados en Mallín Quemado (Fm. Vaca Muerta, área Sierra de la Vaca Muerta, Neuquén, Argentina). *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 49: R28.
- Fitzinger, L.J.F.J. 1843. *Systema Reptilium*. Braumüller et Seidel, Wien, 106 p.
- Fraas, E. 1901. Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n.g.), eine Sauriergruppe der Juraformation. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde Württembergs* 57: 409–418.
- Fraas, E. 1902. Die Meer-Krocodilier (Thalattosuchia) des Oberen Jura unter spezieller Berücksichtigung von *Dakosaurus* und *Geosaurus*. *Palaeontographica* 49: 1–79.
- Frey, E., Buchy, M.-C., Stinnesbeck, W., and López-Oliva, J.G. 2002. *Geosaurus vignaudi* n. sp. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (State of Puebla). *Canadian Journal of Earth Sciences* 39: 1467–1483.
- Gasparini, Z. 1973a. Revisión de “*Purranisaurus potens*” Rusconi, 1948 (Crocodylia, Thalattosuchia). Los Thalattosuchia como un nuevo Infraorden de los Crocodylia. *V Congreso Geológico Argentino* (Villa Carlos Paz), *Actas* 3: 423–431.
- Gasparini, Z. 1973b. [Revisión de los Crocodylia (Reptilia) fósiles del Territorio Argentino: su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 169 p. Unpublished.].
- Gasparini, Z. 1985. Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur. *Ameghiniana* 22: 23–34.
- Gasparini, Z., and Dellapé, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (Argentina). *1° Congreso Geológico Chileno* (Santiago de Chile), *Actas*: C1–C21.
- Gasparini, Z., and Chong Díaz, G. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia) a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 153: 341–360.
- Gasparini, Z., de la Fuente, M., and Fernández, M. 1995. Sea reptiles from the lithographic limestones of the Neuquén Basin, Argentina. *II International Symposium on Lithographic Limestones* (Madrid), *Extended Abstracts*: 81–84.
- Gasparini, Z.B., and Iturralde-Vinent, M. 2001. Metriorhynchid crocodiles (Crocodyliformes) from the Oxfordian of Western Cuba. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 9: 534–542.
- Gasparini, Z., and Fernández, M. 2005. Jurassic marine reptiles of the Neuquén Basin: records, faunas and their palaeobiogeographic significance. In: G.D. Veiga, L.A. Spalletti, J.A. Howell, and E. Schwarz (Eds.), *The Neuquén Basin, Argentina: a case study in sequence stratigraphy and basin dynamics*. Geological Society, London, Special Publications 252, p. 279–294.
- Gasparini, Z., and Fernández, M.S. 2011. Reptiles marinos mesozoicos. In: H.A. Leanza, C. Arregui, O. Carbone, J.C. Daniela, and J.M. Vallés (Eds.), *Relatorio del XVIII Congreso Geológico Argentino*. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires, p. 529–538.
- Gasparini, Z.B., Vignaud, P., and Chong, G. 2000. The Jurassic Thalattosuchia (Crocodyliformes) of Chile: a paleobiogeographic approach. *Bulletin de la Société Géologique de France* 171: 657–664.
- Gasparini, Z., Cichowolski, M., and Lazo, D. 2005. First record of *Metriorhynchus* (Reptilia: Crocodyliformes) in the Bathonian



- (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. *Journal of Paleontology* 79: 805–809.
- Herrera, Y. 2012. [Análisis morfológico y paleobiológico de *Cricosaurus araucanensis* (Gasparini y Dellapé, 1976) (Crocodyliformes: Metriorhynchidae)]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Vol. 1: p. 346; Vol. 2: p. 116. Unpublished.].
- Herrera, Y., and Vennari, V.V. 2015. Cranial anatomy and neuroanatomical features of a new specimen of Geosaurini (Crocodylomorpha: Metriorhynchidae) from west-central Argentina. *Historical Biology* 27: 33–41.
- Herrera, Y., Fernández, M.S., and Varela, J.A. 2009. Morfología del miembro anterior de *Geosaurus araucanensis* Gasparini y Dellapé, 1976 (Crocodyliformes: Thalattosuchia). *Ameghiniana* 46: 657–667.
- Herrera, Y., Fernández, M.S., and Gasparini, Z. 2013a. The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. *Lethaia* 46: 331–340.
- Herrera, Y., Fernández, M.S., and Gasparini, Z. 2013b. Postcranial skeleton of *Cricosaurus araucanensis* (Crocodyliformes: Thalattosuchia): morphology and palaeobiological insights. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37: 285–298.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., and Fernández, M.S. 2013c. A new Patagonian species of *Cricosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in Middle–Upper Tithonian lithographic limestones from Gondwana. *Palaeontology* 56: 663–678.
- Herrera, Y., Gasparini, Z., and Fernández, M.S. 2015. *Purranisaurus potens* Rusconi, an enigmatic metriorhynchid from the Late Jurassic–Early Cretaceous of the Neuquén Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e904790. DOI: 10.1080/02724634.2014.904790
- Herrera, Y., Fernández, M.S., Gasparini, Z., and Campos, L. 2014a. Morphology of the sacral region of *Cricosaurus araucanensis* (Crocodylomorpha: Thalattosuchia): insights into metriorhynchids reproductive strategies. *4th International Palaeontological Congress* (Mendoza), *Abstract Volume*: 37.
- Herrera, Y., Fernández, M.S., and Gasparini, Z. 2014b. Moldes naturales de la cavidad encefálica de los metriorrinquidos: resultados preliminares. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 51: 13R–14R.
- Hopson, J.A. 1979. Paleoneurology. In: C. Gans (Ed.), *Biology of the Reptilia, Volume 9*. Academic Press, London, p. 39–146.
- Hua, S., and de Buffrénil, V. 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 703–717.
- Koken, E. 1883. Die reptilian der norddeutschen unteren Kreide. *Zeitschrift deutschen Geologischen Gesellschaft* 35: 735–827.
- Kuhn, O. 1968. *Die Vortzeitlichen Krokodile*. Verlag Oeben Krailing, München, 124 p.
- Lydekker, R. 1889. On the remains and affinities of five genera of Mesozoic reptiles. *The Quarterly Journal of the Geological Society of London* 45: 41–59.
- Marek, R.D., Moon, B.C., Williams, M., and Benton, M.J. 2015. The skull and endocranium of a Lower Jurassic ichthyosaur based on digital reconstructions. *Palaeontology* 58: 723–742.
- Plieninger, T. 1846. Prof. Dr. Th. Plieninger hielt nachstehenden Vortrag über ein neues Sauriergenus und die Einreihung der Saurier mit flachen, schneidenden Zähnen in Eine Familie. *Württembergische naturwissenschaftliche Jahreshefte* 2: 148–154.
- Pol, D., and Gasparini, Z. 2007. Crocodyliformes. In: Z. Gasparini, L. Salgado, and R. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press, Indiana, p. 116–142.
- Pol, D., and Gasparini, Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology* 7: 163–197.
- Quenstedt, F.A. 1856. *Der Jura*. Laupp, Tübingen, 842 p.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the reptiles*. University of Chicago Press, Chicago, 772 p.
- Rusconi, C. 1948a. Nuevo plesiosaurio, pez y langosta de mar jurásico de Mendoza. *Revista del Museo de Historia Natural de Mendoza* 2: 3–12.
- Rusconi, C. 1948b. Plesiosaurios del Jurásico de Mendoza. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 146: 327–351.
- Rusconi, C. 1967. *Animales extinguidos de Mendoza y de la Argentina*. Edición Oficial, Mendoza, 489 p.
- Seeley, H.G. 1880. Note on the cranial characters of a large teleosaur from the Whitby Lias preserved in the Woodwardian museum of the University of Cambridge, indicating a new species, *Teleosaurus eucephalus*. *Quarterly Journal of the Geological Society* 36: 627–634.
- Vennari, V.V., Lescano, M., Naipauer, M., Aguirre-Urreta, B., Concheyro, A., Schaltegger, U., Armstrong, R., Pimentel, M., and Ramos, V.A. 2014. New constraints on the Jurassic–Cretaceous boundary in the High Andes using high-precision U–Pb data. *Gondwana Research* 26: 374–385.
- Vignaud, P. 1995. [Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mésozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques]. Ph.D. dissertation, Université de Poitiers, Poitiers, Francia, 265 p. Unpublished.].
- Vignaud, P., and Gasparini, Z. 1996. New *Dakosaurus* (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Upper Jurassic of Argentina. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 2: 245–250.
- Wagner, A. 1852. Neu-aufgefundene saurier-veberreste aus den lithographischen Schieferen ind den obern Juralke. *Abhandlungen der Mathemat. Physikalischen Classe der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 6: 661–710.
- Wagner, A. 1858. Zur Kenntniss der Saurier aus den lithographischen Schiefen. *Abhandlungen der Mathemat. Physikalischen Classe der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 8: 415–528.
- Walker, A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 257: 323–372.
- Wharton, D.S. 2000. An enlarged endocranial venous system in *Steenosaurus pictaviensis* (Crocodylia: Thalattosuchia) from the Upper Jurassic of Les Lourdines, France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 331: 221–226.
- Wilberg, E.W. 2015. A new metriorhynchoid (Crocodylomorpha, Thalattosuchia) from the Middle Jurassic of Oregon and the evolutionary timing of marine adaptations in thalattosuchian crocodylomorphs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e902846. DOI: 10.1080/02724634.2014.902846.
- Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeu, D.L., and Semones, M.C. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In: H. Endo, and R. Frey (Eds.), *Anatomical Imaging: Towards a New Morphology*. Springer-Verlag, Tokyo, p. 67–87.
- Young, M.T., and Andrade, M.B. 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 551–585.

- Young, M.T., Bell, M.A., and Brusatte, S.L. 2011. Craniofacial form and function in Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalatto-  
suchia): modelling phenotypic evolution with maximum likeli-  
hood methods. *Biological Letters* 7: 913–916.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M., and Andrade, M.B. 2010. The  
evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalatto-  
suchia): an integrated approach using geometric morphometrics,  
analysis of disparity and biomechanics. *Zoological Journal of the  
Linnean Society* 158: 801–859.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., de Andrade, M.B., Desojo, J.B., Beatty,  
B.L., Steel, L., Fernández, M.S., Sakamoto, M., Ruiz-Omenaca,  
J.I., and Schoch, R.R. 2012. The cranial osteology and feeding  
ecology of the metriorhynchid crocodylomorph genera  
*Dakosaurus* and *Plesiosuchus* from the Late Jurassic of Europe.  
*PLoS ONE* 7: e44985. DOI:10.1371/journal.pone.0044985.
- Young, M.T., Andrade, M.B., Etches, S., and Beatty, B.L. 2013. A new  
metriorhynchid crocodylomorph from the Lower Kimmeridge  
Clay Formation (Late Jurassic) of England, with implications for  
the evolution of dermatocranium ornamentation in Geosaurini.  
*Zoological Journal of the Linnean Society* 169: 820–848.

**Recibido:** 9 de junio de 2015

**Aceptado:** 22 de septiembre de 2015

# DIVERSITY PATTERNS OF NOTOSUCHIA (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) DURING THE CRETACEOUS OF GONDWANA

DIEGO POL<sup>1</sup> AND JUAN MARTIN LEARDI<sup>2</sup>

<sup>1</sup>CONICET. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Av. Fontana 140, U9100GYO Trelew, Chubut, Argentina. [dpol@mef.org.ar](mailto:dpol@mef.org.ar)

<sup>2</sup>IDEAN, Departamento de Ciencias Geológicas, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria Pab. II, C1428EHA Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. [jmleardi@gl.fcen.uba.ar](mailto:jmleardi@gl.fcen.uba.ar)

**Abstract.** Notosuchia is a diverse clade of Crocodyliformes that achieved a remarkable diversity during the Cretaceous. This group is particularly abundant in continental deposits of Gondwana throughout the Cretaceous, especially in South America. Notosuchia was first recognized as a distinct group by the early work of Gasparini in the 1970's and in the last decades numerous discoveries and studies have increased the geographical, temporal and taxonomical scope of this clade. Here we analyze the patterns of diversity of Notosuchia during the Cretaceous, considering their taxic and phylogenetic diversity, as well as implementing sampling corrections aiming to account for the uneven fossil record of different stages of the Cretaceous. We identify two subsequent pulses of diversification in the late Early Cretaceous and the middle Late Cretaceous, followed by two separate extinction events that occurred during the latest Cretaceous (Campanian/Maastrichtian). We discuss the contribution of the South American, African, and Malagasy fossil records to the diversity curves, which indicates the African fossil record dominates the first pulse of diversification and the South American fossil record exclusively compose the second pulse of diversification. Finally, we analyze the patterns of diversity shown by the different subclades of Notosuchia throughout the Cretaceous, which reveal markedly different evolutionary dynamics of four major groups of notosuchian crocodyliforms.

**Key words.** Notosuchia. Diversity. Radiation. Cretaceous. Gondwana.

**Resumen.** PATRONES DE DIVERSIDAD DE NOTOSUCHIA (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) DURANTE EL CRETÁCICO DE GONDWANA. Notosuchia es un clado diverso de Crocodyliformes que adquirió una notable diversidad durante el Cretácico. Este grupo es particularmente abundante en depósitos continentales de Gondwana a lo largo del Cretácico, especialmente en América del Sur. Notosuchia fue originalmente reconocido como un grupo distintivo por Gasparini en trabajos durante la década de 1970 y en años recientes numerosos estudios y descubrimientos han incrementado el rango geográfico, temporal y taxonómico de este clado. En este trabajo analizamos los patrones de diversidad de Notosuchia durante el Cretácico, considerando su diversidad taxonómica y filogenética, así como también implementando correcciones de muestreo que intentan considerar el dispar registro fósil de los diferentes pisos del Cretácico. Se identifican dos pulsos sucesivos de diversificación en el Cretácico Temprano tardío y en el Cretácico Tardío medio, seguidos de dos eventos separados de extinción ocurridos durante el Cretácico más tardío (Campaniense/Maastrichtiense). Se discuten las contribuciones del registro fósil de América del Sur, África, y Madagascar a las curvas de diversidad, las cuales indican que el registro africano domina el primer pulso de diversificación y el registro sudamericano compone de manera exclusiva el segundo pulso de diversificación. Finalmente, analizamos los patrones de diversidad de los diferentes subclados de Notosuchia a través del Cretácico, los cuales revelan una dinámica evolutiva marcadamente diferente para cuatro grandes grupos de crocodyliformes notosuquios.

**Palabras clave.** Notosuchia. Diversidad. Radiación. Cretácico. Gondwana.

NOTOSUCHIA is the most diverse clade of Gondwanan crocodyliforms that thrived during the Cretaceous Period (Turner and Sertich, 2010; Pol *et al.*, 2014). Much of the currently known diversity, including over 70 different species, has been revealed during the last 25 years through discoveries across most Gondwanan landmasses. The bulk of this di-

versity is found in South America, where notosuchian remains have been known since the latest XIX<sup>th</sup> century. The description of *Notosuchus terrestris* and *Cynodontosuchus rothi* from the Late Cretaceous of Patagonia (Woodward, 1896) was the first contribution to notosuchian diversity in South America. Subsequently, during the first half of the

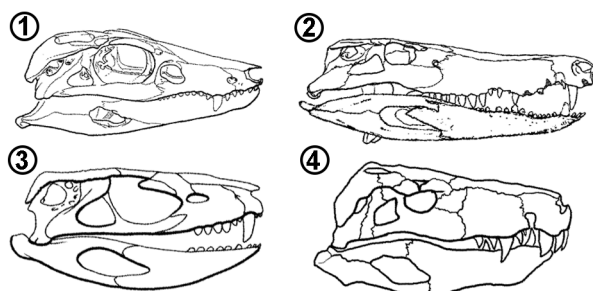
XX<sup>th</sup> century the discoveries of *Uruguaysuchus* (Rusconi, 1933) and five taxa from the Cretaceous of Brazil (Price, 1945, 1950a,b, 1955, 1959) increased the diversity of the group currently known as Notosuchia. The Brazilian taxa described by Price included small-bodied forms known from relatively complete remains (*i.e.*, *Araripesuchus*; Price, 1959), large-bodied taxa with adaptations to hypercarnivory (*i.e.*, *Baurusuchus*; Price, 1945), and more fragmentary specimens with unusual tooth morphology (*i.e.*, *Sphagesaurus*, *Itasuchus*, *Peirosaurus*; Price, 1950a,b, 1955).

The systematic arrangement of these Cretaceous crocodyliforms from South America was tackled in a series of influential papers by Gasparini (1971, 1972, 1981, 1982), who recognized and created different taxonomic groups for classifying these forms. One of the most relevant contributions was the creation of Notosuchia (Gasparini, 1971), a high level group that clustered small-bodied forms such as *Notosuchus*, *Araripesuchus*, and *Uruguaysuchus*. Within Notosuchia, Gasparini (1971) restricted Notosuchidae to *Notosuchus* and grouped the latter two genera by erecting the family Uruguaysuchidae. Other contributions of Gasparini were focused on less diverse groups at that time, such as Sebecosuchia (Gasparini, 1972) and Peirosauridae (Gasparini, 1982), which were not considered part of Notosuchia until recently (Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003; Turner and Sertich, 2010; Pol and Powell, 2011; Pol *et al.*, 2012, 2014). Within Sebecosuchia, Gasparini validated the Cretaceous group Baurusuchidae (including *Baurusuchus* and the fragmentary

*Cynodontosuchus*) as related to the Cenozoic sebecids. Finally, Gasparini erected Peirosauridae (Gasparini, 1982) by recognizing the distinctness of *Peirosaurus torminni* from all other crocodyliforms, while studying the type materials of this taxon described originally by Price (1955), and more complete material discovered in Patagonia. These studies therefore organized the known diversity of Cretaceous crocodyliforms from South America by recognizing four basic groups: Notosuchidae, Uruguaysuchidae, Peirosauridae, and Baurusuchidae. These four groups, recognized by Gasparini on the basis of only six different species, represent adaptive morphs that differ from each other in a suite of characters of the rostral region, dentition, and palatal anatomy (Fig. 1).

The diversity of Cretaceous crocodyliforms from South America (and other regions of Gondwana) has remarkably increased since the original studies of Gasparini in the 1970's and 1980's (Carvalho and Bertini, 1999; Ortega *et al.*, 2000; Campos *et al.*, 2001; Carvalho *et al.*, 2004, 2005, 2007, 2011; Pol and Apesteguía, 2005; Nobre and Carvalho, 2006; Andrade and Bertini, 2008; Iori and Carvalho, 2009, 2011; Kellner *et al.*, 2009, 2011a,b; Marinho and Carvalho, 2009; Novas *et al.*, 2009; Nascimento and Zaher, 2010; Montefeltro *et al.*, 2011; Martinelli *et al.*, 2012; Marinho *et al.*, 2013). The new discoveries, coupled with the inclusion of both Baurusuchidae and Peirosauridae within Notosuchia in recent phylogenetic studies (*e.g.*, Turner and Sertich, 2010; Pol *et al.*, 2012, 2014), revealed a previously unsuspected diversity of Notosuchian crocodyliforms. There has been an almost 4-fold increase in its known diversity during the last 25 years (Fig. 2). This increase in notosuchian diversity improved our knowledge on the distribution of this clade, both temporally and geographically. The biochron of most notosuchian clades is restricted to the Cretaceous, and ranges from the Aptian (Early Cretaceous) to the Maastrichtian (Late Cretaceous), although a lineage of notosuchians of debated affinities (Sebecidae) is recorded after the K/Pg extinction event, and survived until the Miocene in South America (Gasparini, 1972, 1996; Buffetaut, 1982; Kellner *et al.*, 2014).

From a biogeographic point of view, recent discoveries are highlighting a growing number of Cretaceous notosuchians in other Gondwanan landmasses in addition to South America, such as Africa (Serenó and Larsson, 2009;



**Figure 1.** Skull reconstruction of four groups of Cretaceous notosuchians. 1, Uruguaysuchidae (*Araripesuchus gomesii*); 2, Peirosauridae (*Hamadasuchus reboulii*); 3, Notosuchidae (*Notosuchus terrestris*); 4, Baurusuchidae (*Baurusuchus salgadoensis*). Modified from Pol and Larsson (2011).



O'Connor *et al.*, 2010; Sertich and O'Connor, 2014) and Madagascar (Buckley and Brochu, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Simons and Buckley, 2009). Furthermore, fragmentary (but still informative) remains found in Indo-Pakistan (Wilson *et al.*, 2001; Prasad and de Broin, 2002; Prasad *et al.*, 2013), Central Asia (*Chimaerasuchus*; Wu and Sues, 1996), and Europe (Company *et al.*, 2005; Dalla Vecchia and Cau, 2011; Rabi and Sebök, 2015) suggests that the geographic distribution of Notosuchia was broader than previously thought. The major diversity of Cretaceous notosuchians is, however, still found in South America, where over 70% of the known species of this group have been recovered (Fig. 2).

These discoveries prompted a growing number of research efforts focused on the anatomy and systematics of notosuchian crocodyliforms. A strong component of recent research on notosuchians has been the use of cladistics analysis for testing the relationships of Notosuchia (Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003; Carvalho *et al.*, 2004; Turner and Sertich, 2010; Andrade *et al.*, 2011; Montefeltro *et al.*, 2011; Pol *et al.*, 2012, 2014). Many of these studies are now corroborating the monophyly of the four Cretaceous clades early recognized by Gasparini for South American forms in pioneer contributions during her early career (*i.e.*, Uruguay-suchidae, Peirosauridae, Baurusuchidae, and a clade allying

*Notosuchus* and closely related forms; Gasparini, 1971, 1972, 1982). In this contribution, we analyze the diversity patterns among notosuchians during the Cretaceous, aiming to evaluate the currently known diversity, the radiation and extinction events of this group of crocodyliforms.

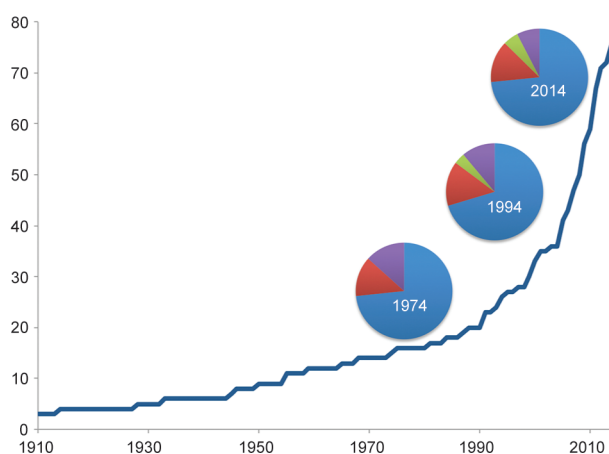
## MATERIALS AND METHODS

### *Notosuchian diversity*

***Notosuchian species.*** A list of published species of notosuchian crocodyliforms was compiled summarizing the diversity and distribution of the group, including age, geographic and stratigraphic provenance, systematic assignment to five different subgroups of Notosuchia (see below), and year of publication (see Supplementary Information).

***Notosuchian phylogeny.*** The systematic arrangement of notosuchian species was based on recent phylogenetic analyses published by Pol *et al.* (2014), with subsequent addition of two taxa made by Leardi *et al.* (2015). These studies were chosen as they are the most comprehensive analyses, in terms of both taxon and character sampling, of notosuchian crocodyliforms performed to date and agree in many aspects with other studies published in recent years (Sereni and Larsson, 2009; Turner and Sertich, 2010; Andrade *et al.*, 2011; Montefeltro *et al.*, 2013; Sertich and O'Connor, 2014). The topologies from these phylogenetic analyses were used for two main purposes. Firstly, the topology served for establishing the clade assignment for each terminal taxon into five major clades recognized within Notosuchia during the Cretaceous (see below). Secondly, the topologies served to perform a phylogenetic correction of diversity based on the inferences of ghost lineages (Norell, 1992) at each period of time (see below). Some notosuchian species were not included in the data matrices published by Pol *et al.* (2014) and Leardi *et al.* (2015) and therefore have been excluded from the diversity analyses conducted here, because their absence in the used phylogenetic hypotheses precluded assessing their impact on the phylogenetically corrected diversity measures. These, however, are limited to 18 out of the 77 known species, and may not alter the diversity trends discussed in this paper.

***Notosuchian clades.*** Most recent phylogenetic analyses have recovered a large clade clustering most Cretaceous crocodyliforms from Gondwana (Turner and Sertich, 2010;

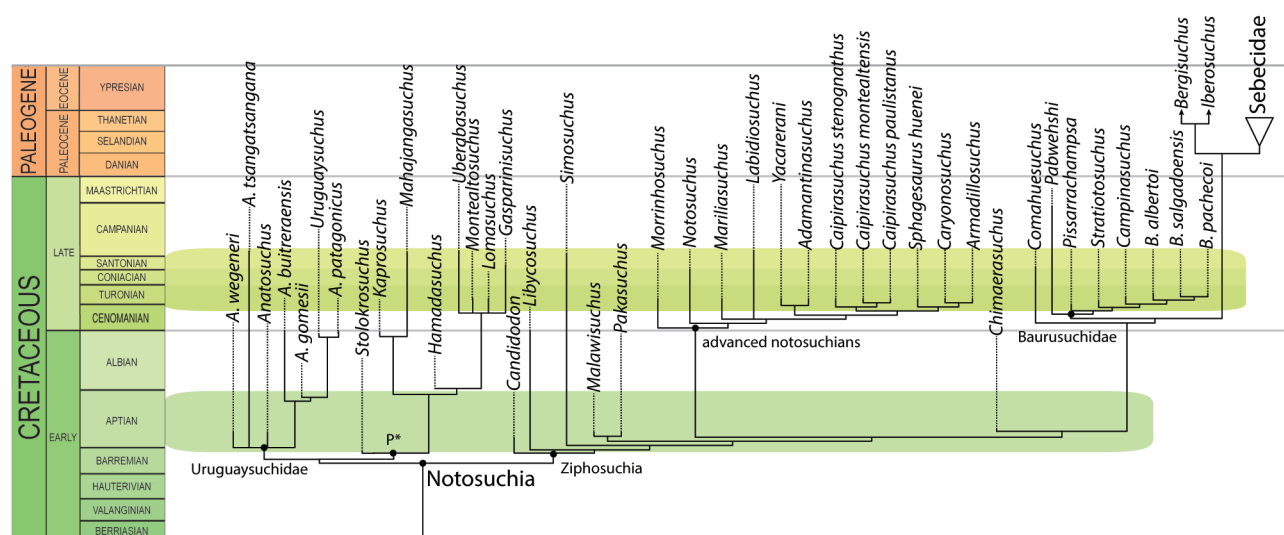


**Figure 2.** Number of notosuchian species discovered through time (blue curve). The pie charts show the relative geographical distribution of the known diversity in 1974, 1994, and 2014, classified for major landmasses. References: blue: South America; red: Africa; green: Madagascar; purple: other regions (China, Europe, Pakistan).

Andrade *et al.*, 2011; Montefeltro *et al.*, 2013; Pol *et al.*, 2012, 2014; Sertich and O'Connor, 2014), creating a relatively recent but broad consensus on the monophyly of Notosuchia and its taxonomic content. The taxonomic content of Notosuchia has been enlarged in comparison with the original proposal by Gasparini (1971; restricted to Notosuchidae+Uruguaysuchidae) and currently includes the Cenozoic Sebecidae and the Cretaceous Peirosauridae (and related forms; Turner and Sertich, 2010; Pol *et al.*, 2012). Although some discrepancies still exist among published phylogenies (e.g., the exclusion of Peirosauridae from Notosuchia), we have based our study on the phylogenetic results of Pol *et al.* (2014) and for the purpose of assessing diversity patterns we recognize here five major groups of Cretaceous notosuchians (Fig. 3), four of which represent monophyletic clades. These four clades correspond to the four basic taxonomic groups originally identified by Gasparini (although with some differences in their taxonomic content).

The first of them, *Uruguaysuchidae* (Fig. 3), includes *Uruguaysuchus*, the now highly diverse *Araripesuchus* (including six species distributed from the Albian to the Campanian–Maastrichtian; Price, 1959; Buffetaut, 1981; Ortega *et al.*, 2000; Pol and Apesteguía, 2005; Turner, 2006), as well as the bizarrely broad snouted *Anatosuchus* (Serenó *et al.*

*al.*, 2003). The second clade, Peirosauridae, includes a variety of Late Cretaceous South American taxa (e.g., *Peirosaurus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Uberabasuchus*, *Montealtosuchus*; Price, 1955; Gasparini *et al.*, 1991; Carvalho *et al.*, 2004, 2007; Martinelli *et al.*, 2012) but also closely related African species from the “mid” Cretaceous (e.g., *Hamadasuchus*, *Stolokrosuchus*; Larsson and Gado, 2000; Larsson and Sues, 2007). We have included in this group the bizarre but closely related clade Mahajanga-suchidae (Fig. 3), recorded in the Cenomanian of Africa and the Campanian–Maastrichtian of Madagascar (Serenó and Larsson, 2009). The third group, here referred as basal ziphosuchians, does not represent a clade but a number of taxa mainly recorded in the “middle” Cretaceous of Africa (*Libycosuchus*, *Malawisuchus*, *Pakasuchus*; Stromer, 1914; Gomani, 1997; O’Connor *et al.*, 2010), South America (*Candidodon*; Carvalho, 1994), and some relictual forms in the Late Cretaceous (*Neuquensuchus*, *Simosuchus*; Buckley *et al.*, 2000; Fiorelli and Calvo, 2007). These forms are clearly closer to advanced notosuchians and sebecosuchians than to uruguaysuchids and peirosaurids but are placed basally within Ziphosuchia. The fourth clade, advanced notosuchians (*sensu* Pol *et al.*, 2014), is recorded in the Late Cretaceous of South America and includes its basal members (*Morrinhosuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus*; Woodward, 1896;



**Figure 3.** Calibrated phylogeny of Notosuchia based on Pol *et al.* (2014) and Leardi *et al.* (2015). P\* indicates the clade formed by Peirosauridae and allies (*i.e.*, Mahajangasuchidae).

Carvalho and Bertini, 1999; Iori and Carvalho, 2009) and the diverse Sphagesauridae (Fig. 3). The fifth clade, Baurusuchidae, is mainly recorded in two formations from the middle Late Cretaceous of Argentina (*Cynodontosuchus*, *Wargosuchus*; Woodward, 1896; Martinelli and Pais, 2008) and Brazil (*Baurusuchus*, *Campinasuchus*, *Pissarrachamps*, *Aplestosuchus*, *Gondwanasuchus*; Price, 1945; Carvalho *et al.*, 2011; Montefeltro *et al.*, 2011; Marinho *et al.*, 2013; Godoy *et al.*, 2014; ), with the possible addition of *Pabwehshi* (Wilson *et al.*, 2001) a fragmentary form found in the Maastrichtian of Pakistan. Finally, although our focus is centered in the Cretaceous, we have grouped the Cenozoic Sebeciidae and allies from other regions (e.g., *Iberosuchus*, *Bergisuchus*, *Doratodon*; Kuhn, 1968; Antunes, 1975; Company *et al.*, 2005; Rabi and Sebök, 2015) in a separate group.

### Diversity analysis

The diversity analyses performed here are based on establishing the number of notosuchian lineages present at different periods of time during the Cretaceous. The most basic and raw estimate is the taxic diversity (Levinton, 1988) at a given period of time (i.e., number of species known from that time slice). Different corrections that aim to minimize the bias introduced by the vagaries of the fossil record have been proposed for establishing diversity patterns across time. Here we have explored the use of two commonly used corrections, one that aim to minimize the influence of the uneven distribution of fossiliferous rocks for different periods of time (sampling correction) and other that corrects diversity counts based on lineages inferred from the phylogenetic analysis (phylogenetic correction; Norell and Novacek, 1992a,b).

**Time bins.** Diversity curves are not only affected by the granularity of the taxonomy (hierarchical taxonomic level) but also by the precision of age assignment for each fossil species. This depends on the nature of the available chronostratigraphic information as well as the questions being tested. Here we have chosen to assign ages based on the geological stages recognized by the International Chronostratigraphic Chart (Cohen *et al.*, 2012). This follows the procedures of recent studies on the diversity dynamics of mesozoic vertebrates (Barrett *et al.*, 2009; Butler *et al.*, 2009; Mannion *et al.*, 2011) and is based on the fact that

the age of most Cretaceous continental units from Gondwana is only constrained to one geological stage, at best. Several lithostratigraphic units have uncertain age assignment and are assigned to various contiguous stages (e.g., Aptian–Albian, Turonian–Santonian). The diversity counts of these units have been counted for the stages included in the uncertainty range rather than choosing an arbitrary midpoint age assignment. These may create plateaus in the diversity curves that should be interpreted as chronostratigraphic uncertainty rather than stasis of diversity levels through time.

**Sampling correction.** The geological record heavily influences our perception of the fossil diversity, in particular limiting the findings of the taxa of interest. It has been demonstrated that the amount of taxa known for a particular time bin is correlated with the number of fossil-bearing formations available (e.g., Behrensmeyer *et al.*, 2000; Miller, 2000; Alroy *et al.*, 2001, 2008). A typical correction used in diversity studies implies the recognition of the fossil-bearing formations for the particular case of study (e.g., Barrett *et al.*, 2009; Butler *et al.*, 2009; Irmis, 2011; Mannion *et al.*, 2011), and afterwards normalizing the diversity curves. In our case, we recognized the notosuchian-bearing formations (NBFs) for each time bin (see Supplementary Information), and the resulting diversity for that period of time was divided by the number NBFs.

**Phylogenetic correction.** The number of species known for each period of time (taxic diversity) is a minimum estimate on the true diversity due to the incompleteness of the fossil record. Phylogenetic trees provide hypotheses on the existence of lineages prior to their first appearance in the fossil record (ghost lineages *sensu* Norell, 1992). A ghost lineage extending throughout a period of time implies an undetected lineage that can be added to the known (taxic) diversity, which is the basic rationale of the phylogenetic correction of diversity curves (Norell and Novacek, 1992a,b). Here we have counted an additional lineage to the diversity counts when the phylogenetic topology implied a lineage that spans at least throughout an entire geological stage.

## RESULTS

The diversity of notosuchians varied significantly throughout the Cretaceous. We show first the patterns of overall di-

versity through time for the clade Notosuchia. Afterwards, we decompose the curves to evaluate the contribution of the different geographic areas and phylogenetic clades to the total diversity of Notosuchia.

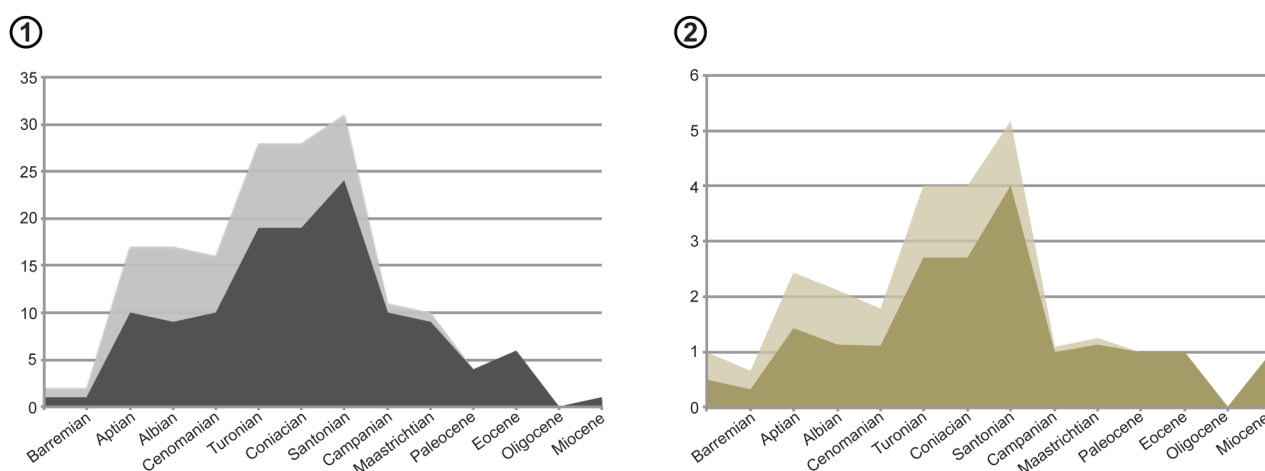
### *Notosuchian diversity curves*

**Taxic and phylogenetic diversity.** The number of notosuchian species known for each period of time increases in two distinct pulses during the Cretaceous. The first pulse (Fig. 4.1) represents the Aptian radiation of basal notosuchians (see Pol *et al.*, 2014). The notosuchian diversity remains stable during the Aptian–Cenomanian, a stasis that is likely affected by the chronostratigraphic uncertainty of notosuchian bearing formations of the “middle” Cretaceous of South America (e.g., Itapecurú, Guichón) or Africa (Kem Kem, Gadoufaua, Galula). After this stasis, the second pulse of diversification (Fig. 4.1) occurs later during the Late Cretaceous, presumably between the Turonian and Santonian, where the highest peak of notosuchian diversity is achieved (Turonian–Santonian radiation *sensu* Pol *et al.*, 2014). The precise timing of this radiation depends on the age of certain formations from South America (e.g., Adamantina, Bajo de la Carpa; see Pol *et al.*, 2014 and Discussion below). Drastic drops in diversity are recorded at the end Cretaceous (most likely Campanian–Maastrichtian) that reduced the

diversity of Cretaceous notosuchians, of which only one lineage (sebecids) survives the K/Pg extinction event.

The phylogenetic correction shows that the periods of time in which there are more unsampled lineages are precisely the timespan during which most notosuchians are known (Aptian–Santonian; light grey curve in Fig. 4.1). This indicates that both the Aptian and the Turonian–Santonian radiation events were larger than what the direct reading of the fossil record (*i.e.*, taxic diversity) implies. In our analysis, the phylogenetic correction almost does not make any difference before the Aptian or after the Santonian, implying that our phylogenetic tree does not indicate that unsampled lineages are biasing the estimates of low notosuchian diversity outside the Aptian–Santonian timespan.

**Sampling correction.** The sampling correction provides an overall similar pattern of diversity, with two pulses of diversification (Aptian and Turonian–Santonian) and a drastic drop in diversity at the latest Cretaceous (Fig. 4.2). However, there are two most notable differences with respect to the diversity curves uncorrected for uneven sampling. The first of them is that the first diversification pulse reaches a peak by the Aptian but then is followed by a decrease in diversity (corrected by sampling) during the Albian and Cenomanian (Fig. 4.2) rather than a diversity stasis. This drop is caused by the fact that there are a similar number of notosuchian



**Figure 4.** Diversity curves of Notosuchia through time. 1, Taxic diversity (dark grey) and phylogenetically corrected diversity counting ghost lineages (light grey), with vertical axis representing total number of species (taxic) or species plus ghost lineages (phylogenetic correction) per period of time. 2, Taxic (dark brown) and phylogenetically corrected (light brown) diversity corrected by sampling of fossiliferous units, with vertical axis representing the taxic or phylogenetic diversity divided by the number of notosuchian bearing formations per unit of time.



taxa (or lineages) known for these three stages, but there are more notosuchian bearing formations for the Cenomanian (nine) than for the Aptian (seven) so that the diversity relative to the number of sampling units is lower. The second difference is found in the diversity dynamics across the K/Pg mass extinction event. When the diversity is uncorrected by sampling there is a drastic drop in diversity between the Maastrichtian and the Paleocene (Fig. 4.1) whereas there is only a minor decrease in diversity across the K/Pg boundary when the diversity is corrected by uneven sampling (Fig. 4.2). The end Cretaceous known diversity is indeed higher than in the Paleocene (11 species versus 4 species) but the number of units for these two periods of time is also markedly different. The apparent insensitivity of notosuchians to the mass extinction event inferred from the diversity curve corrected by sampling is nonetheless a product of lumping all notosuchians within a single taxonomical category (see below).

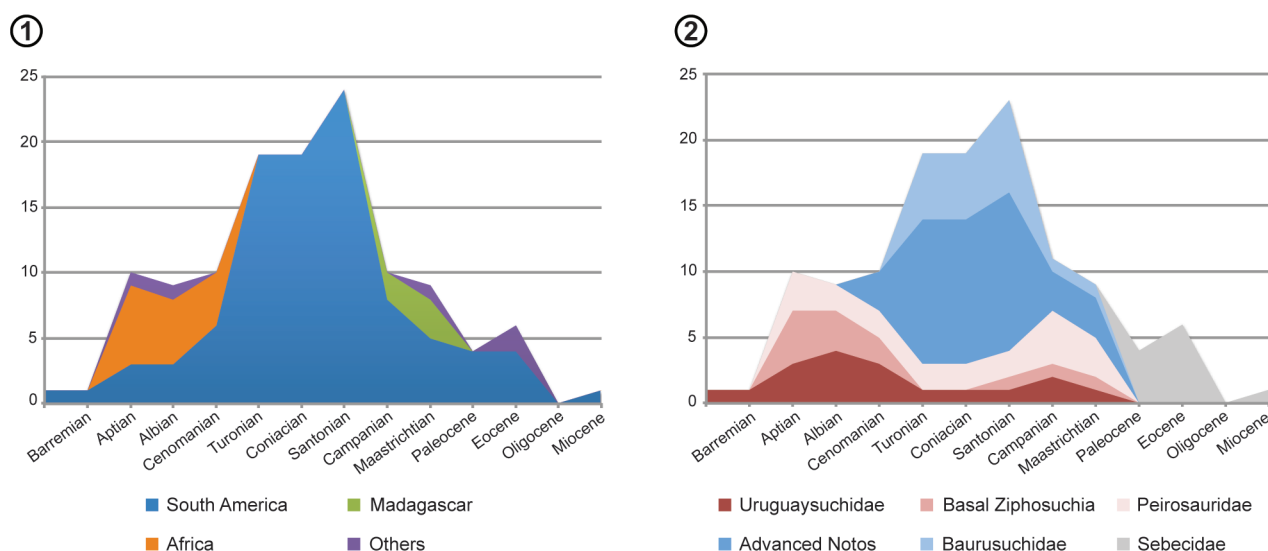
### Diversity patterns of *Notosuchia* across Gondwana

As noted above, although close to 75% of the known notosuchian diversity is found in South America (Fig. 2), there is a large number of notosuchian species known from Africa, Madagascar, and other regions of the world. The diversity

of Notosuchia varies not only over time but also through space. The geographically split diversity curves aim to show the different contributions of Gondwanan landmasses during the Cretaceous (Fig. 5.1).

The first diversification event (Aptian radiation) is largely formed by the African fossil record (Fig. 5.1), which accounts for more than half the known notosuchian diversity in the Early Cretaceous. The large African contribution to this radiation is surely influenced by the numerous notosuchians discovered in highly fossiliferous deposits of Niger (Sereno and Larsson, 2009) but also in other regions of Africa (e.g., Tanzania, Malawi, Egypt, Morocco; Stromer, 1914; Gomani, 1997; Sereno and Larsson, 2009; O'Connor *et al.*, 2010; Sertich and O'Connor, 2014). The contribution of the South American fossil record to the first diversification pulse is second to the African contribution and increases towards the Cenomanian. The record in other landmasses is limited to the Aptian–Albian *Chimaerasuchus paradoxus* from China (Wu *et al.*, 1995).

The second diversification pulse (referred as the Turonian–Santonian radiation) is exclusively formed by the South American fossil record (Fig. 5.1), which accounts for the major diversity peak in the history of Notosuchia. This is undoubtedly influenced by the remarkable diversity of no-



**Figure 5.** Taxic diversity of Notosuchia split by **1**, geographical regions and **2**, different notosuchian groups across time. For each period of time the different contributions of each region or clade are on top of each other so that the sum equals the taxic diversity shown in Figure 4.1.

tosuchians in the Adamantina Formation in Brazil and the Neuquén Group in northwestern Patagonia (see Pol *et al.*, 2014), which represents a major radiation not only in terms of the number of taxa but also in the ecological diversity of the group known from these units (Godoy *et al.*, 2014). As noted above, some authors regard the age of this unit as younger than Turonian–Santonian (*e.g.*, Gobbo-Rodrigues *et al.*, 1999; Fernandes and Coimbra, 2000) and therefore this diversity peak may be displaced slightly later, towards the Campanian (see below).

By the latest Cretaceous (Campanian–Maastrichtian), notosuchian diversity falls to half the number of species known from the preceding diversity peak. Although the decrease in South American diversity is steep, this landmass still contributes to more than half of the known diversity in the latest Cretaceous (Fig. 5.1). An important contribution to the Campanian–Maastrichtian diversity is found in Madagascar (Maevaran Formation; Buckley and Brochu, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Turner, 2006; Rasmussen Simons and Buckley, 2009). Other regions have provided records of ziphodont crocodyliforms by the end Cretaceous linked to different groups of notosuchians, such as Europe (Company *et al.*, 2005) or Pakistan (Wilson *et al.*, 2001). After the K/Pg extinction event the diversity of notosuchians is mainly restricted to South America, with minor contributions from other regions (Fig. 5.1), such as Europe (*e.g.*, *Iberosuchus*, *Bergisuchus*; Antunes, 1975; Ortega *et al.*, 1996; Ortega, 2004) although possible notosuchian remains have also been reported from the Paleogene of Africa (*Eremosuchus*; Buffetaut, 1989).

### **Diversity patterns of notosuchian subclades**

The diversity of Notosuchia as a whole varies markedly during the Cretaceous, and this variation responds to the sum of evolutionary dynamics of the different notosuchian subclades. The taxic diversity curves of the five major groups of Cretaceous notosuchians reveal that different clades diversify and become extinct at different times (Fig. 5.2). Three of the five groups (basal members of Ziphosuchia, uruguaysuchids, and peirosaurids) show a similar pattern of taxic diversity: they early diversify and form the first pulse of diversification during the “middle” Cretaceous (Aptian–Cenomanian), followed by a period of low diversity in the

Turonian–Santonian, a minor diversity peak during the latest Cretaceous (Campanian–Maastrichtian), and a complete extinction by the end of the Mesozoic (Fig. 5.2). The two other groups (advanced notosuchians and baurusuchids) differ markedly from this pattern of diversification, but their diversity curves closely resemble to each other. These two groups form the major diversification peak of Notosuchia (Turonian–Santonian) but have extremely low taxic diversity before and after this period.

Uruguaysuchids have an initial diversity represented by the *Araripesuchus* species from South America and Africa and the African *Anatosuchus*. This group apparently becomes extinct throughout Gondwana, except for Madagascar, where a lineage of *Araripesuchus* survived until the latest Cretaceous (*A. tsangatsangana*; Turner, 2006). The age of *Uruguaysuchus* from South America, however, is uncertain (Soto *et al.*, 2011) and precludes defining the mid-Cretaceous extinction of uruguaysuchids in South America more confidently.

The basal ziphosuchians follow a similar pattern of diversity as uruguaysuchids (Fig. 5.2), having a high initial diversification that is broadly distributed, but dominated by the “middle” Cretaceous African record (*Libycosuchus*, *Pakasuchus*, *Malawisuchus*). Subsequently basal ziphosuchians become extinct, except in Madagascar where a surviving lineage is represented by the aberrant *Simosuchus* in the latest Cretaceous (Buckley *et al.*, 2000; Turner and Sertich, 2010).

Peirosaurids (and closely related forms) also have their initial diversity in the Aptian and through the “middle” Cretaceous, being recorded in South America (*Barcinosuchus*; Leardi and Pol, 2009) and Africa (*Hamadasuchus*, *Stolokrosuchus*, *Kaprosuchus*; Larsson and Gado, 2000; Larsson and Sues, 2007; Sereno and Larsson, 2009). However, they differ slightly from the two previous groups in that they are recorded in South America throughout the rest of the Cretaceous, during the Turonian–Santonian (*Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Montealtosuchus*; Gasparini *et al.*, 1991; Carvalho *et al.*, 2007; Martinelli *et al.*, 2012) and the latest Cretaceous (*Peirosaurus*, *Uberabasuchus*; Price 1955; Carvalho *et al.*, 2004). The latest Cretaceous diversity of the group is also present in Madagascar, contributing to their higher diversity at the end-Cretaceous in comparison with

their initial peak of diversity in the Early Cretaceous (Fig. 5.2).

Advanced notosuchians (the group to which *Notosuchus* belongs) are exclusively known from South America and are virtually unknown prior to the Turonian–Santonian. The only pre-Turonian record is *Coringasuchus anisodontis* from the Cenomanian of Brazil (Kellner *et al.*, 2009), a taxon known from fragmentary remains and of uncertain affinities within the clade of advanced notosuchians (Pol *et al.*, 2014). This group has a remarkable diversity during the Turonian–Santonian in South America (over half of the notosuchian taxic diversity known from this period of time; Fig. 5.2). This diversity is dominated by the numerous species of sphagesaurids known from the Adamantina Formation of Brazil (Pol *et al.*, 2014). After their diversity acme, advanced notosuchians are rare and the only known advanced notosuchian from the latest Cretaceous is *Labidiosuchus amicum* (Kellner *et al.*, 2011b), a taxon known from partial dentary remains from the Marília Formation (Campanian–Maastrichtian) of Brazil. The precise age of this diversity peak is slightly uncertain as there are authors that propose the Adamantina Formation is younger in age than Turonian–Santonian (see below) and because two other advanced notosuchians have been found in units with poorly constrained ages (*e.g.*, Late Cretaceous) of Bolivia (*Yacararani*; Novas *et al.*, 2009) and Argentina (Fiorelli *et al.*, 2014). Therefore the diversity peak of this group interpreted here as the Turonian–Santonian acme could be slightly younger (toward the Campanian). As all other groups, advanced notosuchians become completely extinct by the end of the Cretaceous.

Baurusuchids are also known exclusively from South America and they are completely absent from the fossil record prior to the Turonian–Santonian (Fig. 5.2). Their sudden appearance occurs with high diversity levels, accounting for approximately 30% of the taxic diversity known from this period of time. As in the case of advanced notosuchians, this diversity is also dominated by the records from the Adamantina of Brazil (*Baurusuchus* spp., *Campinasuchus*, *Pissarachampsia*, *Gondwanasuchus*), with the addition some records from the Santonian (*sensu* Garrido, 2010) Bajo de la Carpa Formation of Patagonia (Fig. 5.2). After their diversity peak, there are no definitive baurusuchids known in the fossil record. The two possible exceptions are

*Pehuenchesuchus enderi* from Patagonia (Campanian *sensu* Garrido, 2010) and *Pabwehshi pakistanensis* from Pakistan (Maastrichtian; Wilson *et al.*, 2001), but the former has uncertain affinities within Sebecosuchia (Pol *et al.*, 2014) and the latter has been retrieved as a peirosaurid by some phylogenetic analyses (*e.g.*, Larsson and Sues, 2007). Despite their possible survival until the end Cretaceous there are no remains of this clade after the K/Pg boundary.

## DISCUSSION

The diversity patterns shown above reveal the complex dynamics of notosuchian evolution during the Cretaceous, which highlights the components across space of two successive diversification pulses followed by two distinct extinction events that shaped the diversity curves of this clade. Despite the implemented phylogenetic and sampling corrections, these increases and drops in diversity are undoubtedly affected by the vagaries of the fossil record. Here we discuss these four events considering first the radiations and then the extinction events.

### *Aptian radiation*

As shown above the first pulse of diversification in Notosuchia involves the sudden appearance in the Aptian in the fossil record of three major clades, Uruguaysuchidae, Peirosauridae (and allies), and basal lineages of Ziphosuchia (Fig. 5.2). These clades are the three most basal lineages of Notosuchia and their initial diversification implies the existence of multiple ghost lineages during the Early Cretaceous (Fig. 2), which led the proposal of this event as the Aptian radiation by Pol *et al.* (2014). A problematic point related to this diversification event is the almost exclusive absence of notosuchians during the earliest Cretaceous (Berriasian–Barremian), which hampers our understanding of the evolutionary dynamics of this event (Pol *et al.*, 2014). The absence of pre-Aptian notosuchians is most likely influenced by the overall scarce fossil record of continental crocodyliforms during the earliest Cretaceous, which contrasts with the denser sampling available for the Aptian–Albian (*e.g.*, eight notosuchian bearing formations). Such situations may create an artificial pattern of sudden radiation even when the diversification of these groups was much more gradual and scattered through time. The only evidence suggesting this

indeed may be the case is *Amargasuchus minor* (Chiappe, 1988), known from a fragmentary maxillary found at the Puesto Antiguo Member of the La Amarga Formation (Barremian). *Amargasuchus* was originally described as a member of Trematochampsidae, a group of questioned validity but usually regarded as closely related to or nested within Peirosauridae (Gasparini *et al.*, 1991; Sertich and O'Connor, 2014). Furthermore, Gasparini *et al.* (1991) noted similarities between this fragmentary form and the peirosaurid *Lomasuchus*. The putative existence of a peirosaurid, or even a taxon closely related to this clade, in the Barremian would push the initial split of the basal notosuchian lineages back to this stage. Furthermore, this would decouple the diversification of peirosaurids from that of uruguaysuchids and basal ziphosuchians, therefore questioning the existence of an Aptian radiation event. New information of the earliest Cretaceous can easily influence current hypotheses on the initial diversification of Notosuchia, even if they are based on fragmentary material such as the case of the possible notosuchian *Amargasuchus*.

### ***Turonian–Santonian radiation***

The major peak of notosuchian diversity is interpreted here as representing the Turonian–Santonian radiation (Fig. 4), and the diversity curves split by geography and subclades show this is largely formed by two South American groups: advanced notosuchians and baurusuchids (Fig. 5). The well-sampled pre-Turonian units of different regions of Gondwana, in which these two groups are absent, provide support for interpreting this peak of diversity as a true radiation event during the Late Cretaceous (Turner and Sertich, 2010; Pol *et al.*, 2014). As noted by several authors (e.g., Montefeltro *et al.*, 2011; Pol *et al.*, 2014; Martinelli and Teixeira, 2015), there is some uncertainty related to the age of the Adamantina Formation, which provides over 80% of the known taxic diversity of advanced notosuchians and baurusuchids. Such uncertainty may imply this radiation event occurred in South America during the Santonian–Campanian rather than during the Turonian–Santonian. Despite these uncertainties, it seems clear the existence of a remarkable radiation of baurusuchids and advanced notosuchians (especially sphagesaurids) that shaped dynamics of the terrestrial ecosystems in the middle Late

Cretaceous in South America (e.g., Godoy *et al.*, 2014), especially in warm and dry (or seasonal) environments (Carvalho *et al.*, 2010).

Whereas the existence of this radiation in South America is robustly supported, its endemic nature to South America cannot be adequately tested by the currently available fossil record. Notosuchian remains from other regions during the Turonian–Santonian are extremely scarce, partly because there are no fossiliferous units of this age in Africa, Madagascar, or other regions of Gondwana. Although not included in our analysis, there are fragmentary remains of alleged notosuchian affinities from Europe (Dalla Vecchia and Cau, 2011; Rabi and Sebök, 2015) but these most likely do not belong to the groups that radiated in South America during this time (*i.e.*, advanced notosuchians and baurusuchids). The absence of relevant fossil and rock record therefore precludes determining with certainty if advanced notosuchians or baurusuchids were present in other regions of Gondwana during the middle Late Cretaceous. Data from the latest Cretaceous (Campanian–Maastrichtian) of other regions of Gondwana could provide hints regarding this point, but the available information is inconclusive. On the one hand, the absence of advanced notosuchians or baurusuchids in the diverse crocodyliform fauna of the latest Cretaceous Maevarano Formation of Madagascar (Krause *et al.*, 2006) suggests the South American endemism of these two groups may be real, given that this unit records survival lineages of all other notosuchian clades (e.g., uruguaysuchids, peirosaurids, basal ziphosuchians). On the other hand, if the possible baurusuchid affinities of *Pabwehshi* from the Maastrichtian of Pakistan are corroborated by more complete remains (e.g., preserving the choanal region), it would significantly expand the geographic scope of this clade across Gondwana. New data and crocodyliform remains from the middle Late Cretaceous of Africa, Madagascar, and other regions of Gondwana will be critical for adequately testing the South American endemism of the major radiation in the history of Notosuchia.

### ***Extinction patterns in Notosuchia***

**Campanian event.** The first marked drop in diversity in the history of Notosuchia is recorded at the beginning of the Campanian (Figs. 4–5) and is caused by the complete ex-



tion of baurusuchids and the drastic decrease in diversity of advanced notosuchians in South America (Fig. 5). This decrease, at least in South America, seems to be a real extinction event given that other groups of crocodyliforms are recorded in the same geographic regions (*e.g.*, southern Brazil, northwestern Patagonia). The above-mentioned uncertainty regarding the age of the Adamantina Formation and its impact on the timing of the middle Late Cretaceous diversity peak also affects the timing of this extinction event. If this formation is indeed younger than Turonian–Santonian as proposed by some researchers (Gobbo-Rodrigues *et al.*, 1999; Fernandes and Coimbra, 2000), this extinction event would have occurred later than the Campanian but before the end of the Cretaceous Period. From a stratigraphic perspective, and given the dominance of the Bauru Group in the notosuchian diversity curves, the extinction event is nonetheless placed at the transition between the Adamantina and the Marília formations. The extent of this extinction event in other regions of Gondwana is largely unknown due to the above-mentioned lack of Turonian–Santonian crocodyliform record.

**K/Pg event.** Although the major decrease of notosuchian diversity occurred well before the end of the Cretaceous Period, the K/Pg mass extinction event certainly affected notosuchians. The five groups of Cretaceous notosuchians analyzed here (with the possible exception of Baurusuchiidae) were still present during the latest Cretaceous (Fig. 5.2) but became completely extinct by the end of the Mesozoic. The only notosuchians that survive this mass extinction event are sebecids (and related forms recorded in the Paleogene of Europe and Africa; Buffetaut, 1989; Ortega *et al.*, 1996; Ortega, 2004). This group has been phylogenetically allied either to baurusuchids (forming the clade Sebecosuchia; see Pol and Powell, 2011) or to peirosaurids (forming the clade Sebecia; see Larsson and Sues, 2007). Irrespective of their debated affinities, this distinct clade of notosuchians has its closest relatives in the Cretaceous and therefore must have been originated prior to the K/Pg boundary. This is the only notosuchian lineage that survived the mass extinction event (Gasparini, 1972, 1996; Buffetaut, 1982; Kellner *et al.*, 2014) and subsequently became abundant during the Paleogene, especially in South America (Fig. 5.1–2).

## CONCLUSIONS

The analysis of notosuchian diversity patterns reveals four basic episodes that shaped the evolutionary dynamics of this group, involving two successive diversification events and two consecutive extinction events that wiped out the outstanding diversity of the group by the latest Cretaceous. The currently available fossil record indicates the first diversification pulse (Aptian radiation) was geographically widespread across Gondwana (and possibly other regions of the globe) and involved the basal lineages of Notosuchia (Uruguaysuchiidae, Peirosauridae and allies, and basal forms of Ziphosuchia). However, the remarkably scarce record of pre-Aptian crocodyliforms suggests this may have not been a simultaneous event. In contrast, the second pulse of diversification during the middle Late Cretaceous (possibly Turonian–Santonian) is likely a true and outstanding radiation event (at least in South America) of the highly diverse advanced notosuchians and baurusuchids.

Two consecutive but distinct extinction events are inferred to occur during the latest Cretaceous (Campanian–Maastrichtian). The former of which records the almost complete disappearance of advanced notosuchians and baurusuchids, leaving a depauperated taxic diversity of notosuchians during the latest Cretaceous that were subsequently affected by the end-Cretaceous mass extinction.

Different regions of Gondwana have provided critical evidence for understanding the evolutionary pattern of Notosuchia at different periods of time during the Cretaceous. South America dominates the notosuchian fossil record and basically shapes the diversity curve during the entire Late Cretaceous. Most of what we currently know about notosuchian evolution and diversity would be just impossible to infer without the contribution of the South American fossil record. The African fossil record has been pivotal for understanding the initial diversification of the basal lineages of Notosuchia and shapes the diversity curves during the “middle” Cretaceous (Aptian–Cenomanian). Finally, the latest Cretaceous record of Madagascar is relevant as it shows the survival of lineages (*i.e.*, uruguaysuchids and basal ziphosuchians) that became extinct in other regions of Gondwana earlier during the Cretaceous.

## ACKNOWLEDGMENTS

This contribution aims to provide a synthesis of current knowledge of a group whose modern understanding was founded by Zulma Gasparini over 40 years ago, when she was a young researcher working in her doctoral dissertation. Her influence in our field is undeniable, but Zulma has been even more important in terms of supporting, helping and fostering the early careers of numerous researchers in Argentina. We therefore would like to thank Zulma for her influence and help to us (and a large number of other people) during the last years. We also would like to thank M.S. Fernández and Y. Herrera for inviting us to contribute a chapter of this special issue, and for assembling this issue dedicated to Zulma. Funds for this project were provided by the Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica (PICT 2010-0756, 2013-0132, 2013-2725). This is JML's R-166 contribution to the Instituto de Estudios Andinos Don Pablo Groeber.

## REFERENCES

- Alroy, J., Aberhan, M., Bottjer, D.J., Foote, M., Fürsich, F.T., Harries, P.J., Hendy, A.J.W., Holland, S.M., Ivany, L.C., Kiessling, W., Kosnik, M.A., Marshall, C.R., McGowan, A.J., Miller, A.I., Olszewski, T.D., Patzkowsky, M.E., Peters, S.E., Villier, L., Wagner, P.J., Bonuso, N., Borkow, P.S., Brenneis, B., Clapham, M.E., Fall, L.M., Ferguson, C.A., Hanson, V.L., Krug, A.Z., Layou, K.M., Leckey, E.H., Nürnberg, S., Powers, C.M., Sessa, J.A., Simpson, C., Tomasovych, A., and Visaggi, C.C. 2008. Phanerozoic trends in the global diversity of marine invertebrates. *Science* 321: 97–100.
- Alroy, J., Marshall, C.R., Bambach, R.K., Bezusko, K., Foote, M., Fürsich, F.T., Hansen, T.A., Holland, S.M., Ivany, L.C., Jablonski, D., Jacobs, D.K., Jones, D.C., Kosnik, M.A., Lidgard, S., Low, S.A., Miller, I., Novack-Gottshall, P.M., Olszewski, T.D., Patzkowsky, M.E., Raup, D.M., Roy, K., Sepkoski, JR., J.J., Sommers, M.G., Wagner, P.J., and Webber, A. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 98: 6261–6266.
- Andrade, M.B., and Bertini, R.J. 2008. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil) and a revision of Sphagesauridae. *Historical Biology* 20: 101–136.
- Andrade, M.B., Edmonds, R., Benton, M.J., and Schouten, R. 2011. A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from England, and a review of the genus. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S66–S108.
- Antunes, M.T. 1975. *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l'Eocene iberique au Nord de la Chaîne Centrale, et l'origine du canyon de Nazare. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* 59: 285–330.
- Barrett, P.M., McGowan, A.J., and Page, V. 2009. Dinosaur diversity and the rock record. *Proceeding of the Royal Society B* 276: 2667–2674.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., and Gastaldo, R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. In: D.H. Erwin, and S.L. Wing (Eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*. Supplement to *Paleobiology* 26(4): 101–147.
- Buckley, G.A., and C.A. Brochu. 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. In: D.M. Unwin (Ed.), *Cretaceous Fossil Vertebrates. Special Papers in Palaeontology* 60. The Palaeontological Association, London, p. 149–175.
- Buckley, G.A., Brochu, C.A., Krause, D.W., and Pol, D. 2000. A pugnosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405: 941–944.
- Buffetaut, E. 1981. Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegneri*. *Geologischen Rundschau* 70: 611–624.
- Buffetaut, E. 1982. Radiation evolutive, paleoécologie et biogéographie des crocodiliens mesosuchiens. *Memoires de la Société Géologique de France* 60: 1–88.
- Buffetaut, E. 1989. A new ziphodont mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria. *Palaeontographica* 208: 1–10.
- Butler, R.J., Barrett, P.M., Nowbath, S., and Upchurch, P. 2009. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology* 35: 432–446.
- Campos, D.A., Suárez, J.M., Riff, D., and Kellner, A.W.A. 2001. Short Note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia* 57: 1–7.
- Carvalho, I.S. 1994. *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior-Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66: 331–345.
- Carvalho, I.S., and Bertini, R.J. 1999. *Mariliasuchus*, um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Geológica Colombiana* 24: 83–105.
- Carvalho, I.S., Campos, A.C., and Nobre, P.H. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8: 11–30.
- Carvalho, I.S., Gasparini, Z., Salgado, L., Vasconcellos, F.M., and Marinho, T.S. 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 252–262.
- Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B., and Ávila, L.S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 7: 975–1002.
- Carvalho, I.S., Teixeira, V.P., Ferraz, N.L., Ribeiro, L.C., Martinelli, A.G., Neto, F.M., Sertich, J.J., Cunha, G.C., Cunha, I.C., and Ferraz, P.F. 2011. *Campinasuchus dinzi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa* 2871: 19–42.
- Carvalho, I.S., Vasconcellos, F.M., and Tavares, S.A.S. 2007. *Montaltosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa* 1607: 35–46.
- Chiappe, L.M. 1988. A new trematochampsid crocodile from the Early Cretaceous of north-western Patagonia, Argentina and its palaeobiogeographical and phylogenetic implications. *Cretaceous Research* 9: 379–389.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., and Fan, J.-X. 2012. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199–204.
- Company, J., Suberiola, X.P., Ruiz Omeñaca, J.I., and Buscalioni, A.D. 2005. A new species of *Doratodon* (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 343–353.
- Dalla Vecchia, F.M., and Cau, A. 2011. The first record of a notosuchian crocodyliform from Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 117: 309–321.
- Fernandes, L.A., and Coimbra, A.M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências* 30: 717–728.
- Fiorelli, L.E., and Calvo, J.O. 2007. The first "protosuchian" (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 65: 417–459.

- Fiorelli, L.E., Hechenleitner, E.M., Pol, D., Leardi, J.M., and Grellet-Tinner, G. 2014. The first notosuchian crocodyliform from the Cretaceous of La Rioja, Argentina. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 51: 10.
- Garrido, A.C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 12: 121–177.
- Gasparini, Z. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana* 8: 83–103.
- Gasparini, Z. 1972. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su "status" taxonómico. *Ameghiniana* 9: 23–34.
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177–205.
- Gasparini, Z. 1982. Una nueva familia de cocodrilos zifodontes cretácicos de América del Sur. *5º Congreso Latinoamericano de Geología* (Buenos Aires), *Actas* 4: 317–329.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodylians. In G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* A 30: 159–184.
- Gasparini, Z., Chiappe, L., and Fernández, M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 11: 316–333.
- Gobbo-Rodrigues, S.R., Petri, S., and Bertini, R.J. 1999. Ocorrências de ostracodes na Formação Araçatuba do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná, e possibilidades de correlação com depósitos isocronos argentinos - Parte 1: Família Ilyocyprididae. *Acta Geologica Leopoldinense* 23: 3–13.
- Godoy, P.L., Montefeltro, F.C., Norell, M.A., and Langer, M.C. 2014. An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes. *PLoS ONE* 9: e97138. Doi:10.1371/journal.pone.0097138.
- Gomani, E.M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, Northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 280–294.
- Iori, F.V., and Carvalho, I.S. 2009. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 39: 717–725.
- Iori, F.V., and Carvalho, I.S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian-Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1255–1264.
- Irmis, R.B.I. 2011. Evaluating hypotheses for the early diversification of dinosaurs. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 101: 397–426.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A., Riff, D., and Andrade, M.B. 2011a. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S57–S65.
- Kellner, A.W.A., Figueiredo, R.G., Azevedo, S.A.K., and Campos, D.A. 2011b. A new cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S109–S115.
- Kellner, A.W.A., Pinheiro, A.E.P., and Campos, D.A. 2014. A New Sebecid from the Paleogene of Brazil and the Crocodyliform Radiation after the K–Pg Boundary. *PLoS ONE* 9: e81386. Doi: 10.1371/journal.pone.0081386
- Kellner, A.W.A., Pinheiro, A.E.P., Azevedo, S.A.K., Henriques, D.D.R., Carvalho, L.B., and Oliveira, G.R. 2009. A new crocodyliform from the Alcântara Formation (Cenomanian), Cajual Island, Brazil. *Zootaxa* 2030: 49–58.
- Krause, D.W., O'Connor, P.M., Curry Rogers, K., Sampson, S.D., Buckley, G.A., and Rogers, R.R. 2006. Late Cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 178–208.
- Kuhn, O. 1968. *Die Vorzeitlichen Krokodile*. Oeben, Kraling, 124 p.
- Larsson, H.C.E., and Gado, B. 2000. A new early Cretaceous crocodyliform from Niger. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 217: 131–141.
- Larsson, H.C.E., and Sues, H-D. 2007. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 533–567.
- Leardi, J.M., and Pol, D. 2009. The first crocodyliform from the Chubut Group (Chubut Province, Argentina) and its phylogenetic position with in basal Mesoeucrocodylia. *Cretaceous Research* 30: 1376–1386.
- Leardi, J.M., Fiorelli, L.E., and Gasparini, Z. 2015. Redescription and reevaluation of the taxonomical status of *Microsuechus schilleri* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* 52: 153–166.
- Levinton, J. 1988. *Genetics, paleontology, and macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 634 p.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Carrano, M.T., and Barrett, P.M. 2011. Testing the effect of the rock record on diversity: a multidisciplinary approach to elucidating the generic richness of sauro-podomorph dinosaurs through time. *Biological Reviews* 86: 157–181.
- Marinho, T.S., and Carvalho, I.S. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 27: 36–41.
- Marinho, T.S., Iori, F.V., Carvalho, I.S., and Vasconcellos, F.M. 2013. *Gondwanasuechus scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. *Cretaceous Research* 44: 104–111.
- Martinelli, A.G., and Pais, D.F. 2008. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Comptes Rendus Palevol* 7: 371–381.
- Martinelli, A.G., Sertich, J.J.W., Garrido, A.C., and Pradeiro, A.M. 2012. A new peirosaurid from the Upper Cretaceous of Argentina: Implications for specimens referred to *Peirosaurus torminni* Price (Crocodyliformes: Peirosauridae). *Cretaceous Research* 37: 191–200.
- Martinelli, A.G., and Teixeira, V.P.A. 2015. The Late Cretaceous vertebrate record from the Bauru Group in the Triângulo Mineiro, southern Brazil. *Boletín Geológico y Minero* 126: 129–158.
- Miller, A.I. 2000. Conversations about Phanerozoic global diversity. In D. H. Erwin, and S. L. Wing (Eds.), *Deep Time: Paleobiology's Perspective*. Supplement to *Paleobiology* 26(4): 53–73.
- Montefeltro, F.C., Larsson, H.C.E., and Langer, M.C. 2011. A New Baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Baurusuchidae. *PLoS ONE* 6: e21916. Doi:10.1371/journal.pone.0021916.
- Montefeltro, F.C., Larsson, H.C.E., de França, M.A.G., and Langer, M.C. 2013. A new neosuchian with Asian affinities from the Jurassic of northeastern Brazil. *Naturwissenschaften* 100: 835–841.
- Nascimento, P.M., and Zaher, H. 2010. A new species of *Baurusuchus*

- (Crocodyliiformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Papéis Avulsos de Zoologia* 50: 323–361.
- Nobre, P.H., and Carvalho, I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* 10: 370–378.
- Norell, A.M. 1992. Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny. In: M.J. Novacek, and Q.D. Wheeler (Eds.), *Extinction and Phylogeny*. New York, Columbia University Press, p. 89–118.
- Norell, M.A., and Novacek, M.J. 1992a. Congruence between superpositional and phylogenetic patterns: comparing cladistic patterns with fossil evidence. *Cladistics* 8: 319–337.
- Norell, M.A., and Novacek, M.J. 1992b. The fossil record and evolution: comparing cladistic and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690–1693.
- Novas, F.E., Pais, D.F., Pol, D., Carvalho, I.S., Scanferla, A., Mones, A., and Suárez Riglos, M. 2009. Bizarre notosuchian crocodyliiform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 1316–1320.
- O'Connor, P.M., Sertich, J.J.W., Stevens, N.J., Roberts, E.M., Gottfried, M.D., Hieronymus, T.L., Jinnah, Z.A., Ridgely, R., Ngasala, S.E., and Temba, J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliiforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* 466: 748–751.
- Ortega, F. 2004. [*Historia evolutiva de los cocodrilos Mesoeucrocodylia*. PhD dissertation, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, 350 p. Unpublished.].
- Ortega, F., Buscalioni, A.D., and Gasparini, Z. 1996. Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassipratoratus* (Middle Eocene; Issel, France) as cf. *Iberosuchus* (Crocodylomorpha: Metasuchia). *Geobios* 29: 353–364.
- Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A.D., and Calvo, J.O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 57–76.
- Pol, D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 817–831.
- Pol, D., and Apesteguía, S. 2005. New *Araripesuchus* Remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490: 1–38.
- Pol, D., and Larsson, H.C.E. 2011. 1<sup>st</sup> Symposium on the evolution of crocodyliiforms. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S1–S6.
- Pol, D., and Powell, J.E. 2011. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of north-western Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S7–S36.
- Pol, D., Leardi, J.M., Lecuona, A., and Krause, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliiformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 328–354.
- Pol, D., Nascimento, P., Carvalho, M., Riccomini, A.B., Pires-Domingues, R.A., and Zaher, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9: e93105. Doi: 10.1371/journal.pone.0093105.
- Prasad, G.V.R., and de Broin, F.L. 2002. Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie* 82: 19–71.
- Prasad, G.V.R., Verma, O., Flynn, J.J., and Goswami, A. 2013. A new Late Cretaceous vertebrate fauna from the Cauvery Basin, South India: Implications for Gondwanan paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 1260–1268.
- Price, L.I. 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Notas Preliminares e Estudos, Serviço Geologia Mineralogia do Brasil* 25: 1–8.
- Price, L.I. 1950a. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22: 77–83.
- Price, L.I. 1950b. Os crocodilídeos da fauna da Formação Baurú do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22: 473–490.
- Price, L.I. 1955. Novos crocodilídeos dos Arenitos da Série Bauru, Cretáceo do estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 27: 487–498.
- Price, L.I. 1959. Sobre um crocodilídeo notossuquio do Cretáceo Brasileiro. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia Rio de Janeiro* 118: 1–55.
- Rabi, M., and Sebök, N. 2015. A revised Eurogondwana model: Late Cretaceous notosuchian crocodyliiforms and other vertebrate taxa suggest the retention of episodic faunal links between Europe and Gondwana during most of the Cretaceous. *Gondwana Research* 28: 1197–1211.
- Rasmusson Simons, E.L., and Buckley, G.A. 2009. New material of "*Trematochampsia*" *oblita* (Crocodyliiformes, Trematochampsidae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 599–604.
- Rusconi, C. 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus Aznarezi* [sic] n. g. n. sp.) y sus relaciones con los notosúquidos de Patagonia. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay* 19: 1–64.
- Sereno, P.C., and Larsson, H.C.E. 2009. Cretaceous Crocodyliiforms from the Sahara. *ZooKeys* 28: 1–143.
- Sereno, P.C., Sidor, C.A., Larsson, H.C.E., and Gado, B. 2003. A new notosuchian from the early Cretaceous of Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 477–482.
- Sertich, J.J.W., and O'Connor, P.M. 2014. A new crocodyliiform from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 576–596.
- Simons, E.L.R., and Buckley, G.A. 2009. New Material of "*Trematochampsia*" *oblita* (Crocodyliiformes, Trematochampsidae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 599–604.
- Soto, M., Pol, D., and Perea, D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Crocodyliiformes: Notosuchia) from the middle Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S173–S198.
- Stromer, E. 1914. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1. Einleitung und 2. *Libycosuchus*. *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften* 27: 1–16.
- Turner, A.H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliiformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology* 18: 255–369.
- Turner, A., and Sertich, J.J.W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliiformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Special Issue, Memoir 10: 177–236.
- Wilson, J.A., Malkani, M.S., and Gingerich, P.D. 2001. New crocodyliiform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology University of Michigan* 30: 321–336.



- Woodward, A.S. 1896. On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata, Serie Paleontológica* 4: 1–20.
- Wu, X.-C., and Sues, H.-D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaeresuchus paradoxus*, an unusual crocodyli-form reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 688–702.
- Wu, X.-C., Sues, H.-D., and Sun, A. 1995. A plant-eating crocodyli-form reptile from the Cretaceous of China. *Nature* 376: 678–680.

**Recibido:** 10 de junio de 2015

**Aceptado:** 21 de noviembre de 2015

# PLESIOSAURS (DIAPSIDA, SAUROPTERYGIA) FROM LATE CRETACEOUS (LATE CAMPANIAN–EARLY MAASTRICHTIAN) MARGINAL MARINE ENVIRONMENTS FROM NORTH PATAGONIA

JOSÉ P. O'GORMAN

CONICET-Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, B1900FWA La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina. [joseogorman@fcnym.unlp.edu.ar](mailto:joseogorman@fcnym.unlp.edu.ar)

**Abstract.** During the late Campanian and early Maastrichtian, Northern Patagonia suffered the first stage of the Atlantic marine ingression that reached the Neuquén Basin. The Allen and La Colonia formations show the early stages of this change, and were deposited in a complex association of marginal marine environments, including coastal and marine deposits (*i.e.*, flood plains, estuaries and lagoons). The plesiosaurs from the Allen and La Colonia formations included at least three species, each with a distinctive morphotype, representing a high diversity in the Late Cretaceous. The only species that preserved cranial material, *Sulcusuchus erraini* Gasparini and Spalleti, is a strange polycotyloid characterized by the presence of deep grooves in the rostrum and mandible. The other two species correspond to aristonectine and non-aristonectine elasmosaurids. The former are distinguished by relatively large skulls and a high number of teeth compared to other elasmosaurids, whereas the non-aristonectine elasmosaurids are characterized by their relatively small body sizes, despite being adult specimens.

**Key words.** Elasmosauridae. Polycotyloidea. Late Cretaceous. Patagonia. *Sulcusuchus erraini*.

**Resumen.** PLESIOSAURIOS (DIAPSIDA, SAUROPTERYGIA) DEL CRETÁCICO TARDÍO (CAMPANIANO TARDÍO–MAASTRICHTIANO TEMPRANO) DE AMBIENTES MARINO-MARGINALES DEL NORTE DE PATAGONIA. Durante el Campaniano tardío y el Maastrichtiano temprano el norte de la Patagonia sufrió la primera etapa de la ingresión marina atlántica, que alcanzó la Cuenca Neuquina. Las formaciones Allen y La Colonia evidencian las primeras etapas de este cambio, habiéndose depositado en una asociación de ambientes irregulares que incluyen depósitos marino-marginales (es decir de llanuras mareales, estuarios y lagunas costeras). Los plesiosaurios de las formaciones Allen y La Colonia incluyen al menos tres especies, cada una con un morfotipo distintivo, lo que representa una alta diversidad hacia fines del Cretácico. La única especie con material craneano preservado es *Sulcusuchus erraini* Gasparini y Spalleti, un extraño policotílido caracterizado por la presencia de profundos surcos en el rostro y la mandíbula. Las otras dos especies corresponden a elasmosáuridos aristonectinos, caracterizados por tener cráneos relativamente grandes y elevado número de dientes comparados con otros elasmosáuridos y a elasmosáuridos no aristonectinos, que se destacan por su relativo pequeño tamaño, a pesar de tratarse de ejemplares adultos.

**Palabras clave.** Elasmosauridae. Polycotyloidea. Cretácico Tardío. Patagonia. *Sulcusuchus erraini*.

PLESIOSAURS are diapsid marine reptiles with a biochron extending from the Late Triassic to the final extinction at the end of the Cretaceous (Ketchum and Benson, 2010). Plesiosaur history can be divided into several stages, the last one extending over the Late Cretaceous when polycotyloids (short-necked xenopsarian plesiosaurs) and elasmosaurids (long-necked plesiosaurs) were the most diverse groups (Benson and Druckenmiller, 2014). A surprising discovery is that both polycotyloids and elasmosaurids are closely phylogenetically related (O'Keefe, 2001), demonstrating the plasticity of the body plans of plesiosaurs.

The Campanian–Maastrichtian plesiosaur diversity is well recorded not only in North America (Carpenter, 1999) but also in the Weddellian Province, which comprises Patagonia, Western Antarctica, New Zealand and Eastern Australia (Zinsmeister, 1979; Cruickshank and Fordyce, 2002; Hiller *et al.*, 2005; Gasparini *et al.*, 2007; Otero *et al.*, 2014; O'Gorman *et al.*, 2015).

One of the most striking feature of the plesiosaur record from Patagonia is the presence of abundant specimens from marginal marine levels of the Allen, Los Alamitos ("lower Coli Toro") and La Colonia formations (Gasparini and Salgado,

2000; O’Gorman *et al.*, 2011, 2013a–c; Gasparini *et al.*, 2015). This record comprises the polycotylid *Sulcusuchus erraini* Gasparini and Spalleti, 1990, an unnamed aristonectine elasmosaurid and a small long-necked non-aristonectine elasmosaurid.

The aim of this review is to describe the plesiosaur association of the Allen, Los Alamitos (“lower Coli Toro”) and La Colonia formations, highlighting its peculiarities and its relationship with other Weddellian plesiosaurs.

**Institutional abbreviations.** **MCS**, Museo de Cinco Saltos, Río Negro Province, Argentina; **MLP**, Museo de la Plata, Buenos Aires Province, Argentina; **MML**, Museo Municipal de Lamarque, Río Negro Province, Argentina; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Chubut Province, Argentina; **MUC**, Museo de la Universidad del Comahue, Neuquén Province, Argentina.

**Anatomical abbreviations.** **af**, accessory facet; **al**, alveolus; **ang**, angular; **ar**, articular; **bot**, basioccipital tuber; **cap**, capitulum; **de**, dentary; **hf**, hemal facet; **mca**, meckelian canal; **mg**, mandibular groove; **mx**, maxilla; **oc**, occipital condyle; **pa**, parietal; **par**, parapophysis; **pf**, pedicellar facet; **pipv**, posterior interpterygoid vacuity; **pmr**, premaxillar ridge; **pmx**, premaxilla; **ps**, parasphenoid; **psk**, parasphenid keel; **pt**, pterygoid; **q**, quadrate; **rap**, retroarticular; **rf**, radial facet; **rg**, rostral groove; **sq**, squamosal; **su**, surangular; **to**, tooth; **tub**, tuberculum; **uf**, ulnar facet; **vf**, ventral foramina; **vn**, ventral notch.

## GEOLOGICAL BACKGROUND

### Allen Formation

The Allen Formation crops out in the north of Patagonia (Fig. 1) (Río Negro, La Pampa and Neuquén provinces). This formation is a thick succession of sandstones and shales with interbedded levels of carbonate and evaporite rocks in its uppermost part (Andreis *et al.*, 1974).

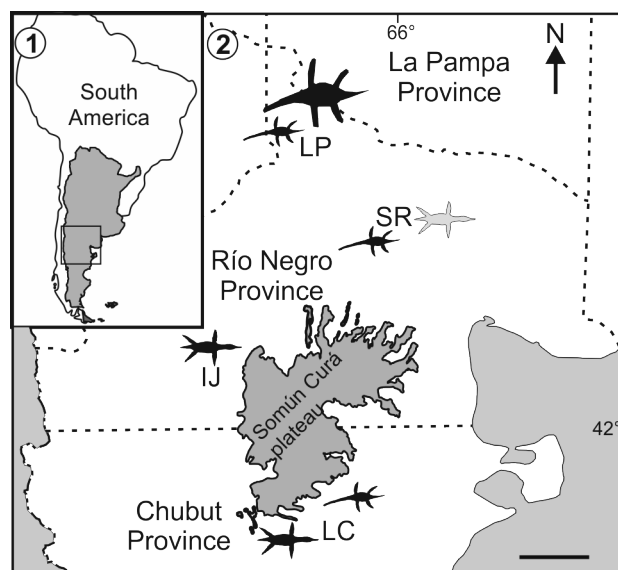
The fauna recorded from the Allen Formation comprises molluscs, dipnoans teleosts, chelid turtles (de la Fuente *et al.*, 2001; Martinelli and Forasiepi, 2004; Salgado *et al.*, 2007b), snakes (Martinelli and Forasiepi, 2004), hadrosaurid dinosaurs (Coria *et al.*, 2012), sauropods (Martinelli and Forasiepi, 2004), theropods (Novas *et al.*, 2009) as well as elasmosaurid and polycotylid plesiosaurs (Gasparini and Salgado, 2000; Salgado *et al.*, 2007a). The Allen Formation

was deposited in a marginal marine environment (Barrio, 1990) and, based on microfossils and magnetostratigraphy, was assigned to the late Campanian–early Maastrichtian (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000).

### Los Alamitos Formation (“lower Coli Toro”)

Los Alamitos Formation was formally nominated by Bonaparte *et al.* (1984) to include the sediments of the Cona Niyeu zone located stratigraphically between the Chubut Group and the Roca Formation. Subsequent studies have extended this name to the sedimentary deposits from the Ingeniero Jacobacci region previously mapped as part of the Coli Toro Formation (Getino, 1995). Los Alamitos Formation can be correlated with the lower and middle continental levels of La Colonia Formation (Page *et al.*, 1999), and with part of the sequence from the Ingeniero Jacobacci area (Page *et al.*, 1999).

Los Alamitos Formation was deposited in coastal fresh-water lagoons (lower section) and tidal mudflats with marine influence (upper section) (Bonaparte *et al.*, 1984, 1987). In its type section, the lower part has provided a rich fauna



**Figure 1.** Map showing the localities in north Patagonia where the specimens mentioned in the text were collected. 1, General map. 2, Northern Patagonia. ★, *Sulcusuchus erraini*; ★, MML PV 43, Polycotylidae indet; ★, MUCPv 131, Aristonectinae indet; ★, MLP 71-II-13-1, MCS PV 4, MUCPv 92, MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602, Elasmosauridae indet. “small-sized elasmosaurid of La Colonia and Allen formations”. LP, Lago Pellegrini; SR, Bajo Santa Rosa area; IJ, Ingeniero Jacobacci area; LC, La Colonia area. Scale bar= 100 km.

composed by molluscs (Getino, 1995), continental vertebrates such as *Lepisosteus*, siluriforms, lungfish, frogs, chelid turtles, snakes, sauropods, hadrosaurids and theropods (Bonaparte *et al.*, 1987), mammals (Bonaparte *et al.*, 1984) and the polycotylid *Sulcusuchus erraini* (Gasparini and Spalletti, 1990). The levels where the holotype of *S. erraini* was collected were deposited during the late Campanian–early Maastrichtian (Getino, 1995; Page *et al.*, 1999).

### La Colonia Formation

La Colonia Formation is exposed along the southeastern margin of the Somún Curá Massif (North Patagonic Massif), Chubut Province, Patagonia, Argentina (Fig. 1). In the Sierra de la Colonia area, La Colonia Formation comprise three facies associations, *sensu* Pascual *et al.* (2000). The second facies association, the thickest and most representative of the La Colonia Formation, contains the most diverse assemblage of vertebrates collected so far from this unit. It is mostly composed of laminated mudstones, fine pelitic sandstones, and banded siltstones and claystones deposited in an estuarine, tidal flat or coastal plain environment, influenced by sporadic high freshwater stream flow and tidal currents from the sea (Pascual *et al.*, 2000). Fossils from this facies association include freshwater fishes (such as dipnoans), turtles, snakes, plesiosaurs, dinosaurs and mammals (Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 2000; Gasparini and de la Fuente, 2000; Pascual *et al.*, 2000; Rougier *et al.*, 2009; Sterli and de la Fuente, 2011; O'Gorman *et al.*, 2013b,c) and many levels contain plant remains (Gandolfo and Cúneo, 2005).

Page *et al.* (1999) considered that the lower and middle parts of La Colonia Formation could be correlated, at least in part, with the Allen Formation of the Neuquén Basin.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Subclass SAUROPTERYGIA Owen, 1860

Order PLESIOSAURIA de Blainville, 1835

Superfamily PLESIOSAUROIDEA Welles, 1943  
(*sensu* O'Keefe 2001)

Family POLYCOTYLIDAE Cope, 1869

Genus *Sulcusuchus* Gasparini and Spalletti, 1990

**Type species.** *Sulcusuchus erraini* Gasparini and Spalletti, 1990, Los Alamos ("lower Coli Toro") Formation, Ingeniero Jacobacci, Río Negro Province, Argentina.

*Sulcusuchus erraini* Gasparini and Spalletti, 1990

Figure 2

**Type material.** MLP 88-IV-10-1, fragment of mandibular symphysis (Fig. 2.4–5) (Gasparini and Spalletti 1990: pl. 1).

**Type Locality and horizon.** Northeastern margin of Laguna Cari-Laufquén Grande, 25 km north of Ingeniero Jacobacci (41° 01' 50" S; 69° 27' 78" W), Río Negro Province, Argentina (Fig. 1); Los Alamos Formation (basal levels of the "Coli Toro" Formation *sensu* Gasparini and Spalletti 1990); upper Campanian–lower Maastrichtian (Getino, 1995).

**Referred material.** MPEF PV 650, part of cranium and mandible (Fig. 2.1–3).

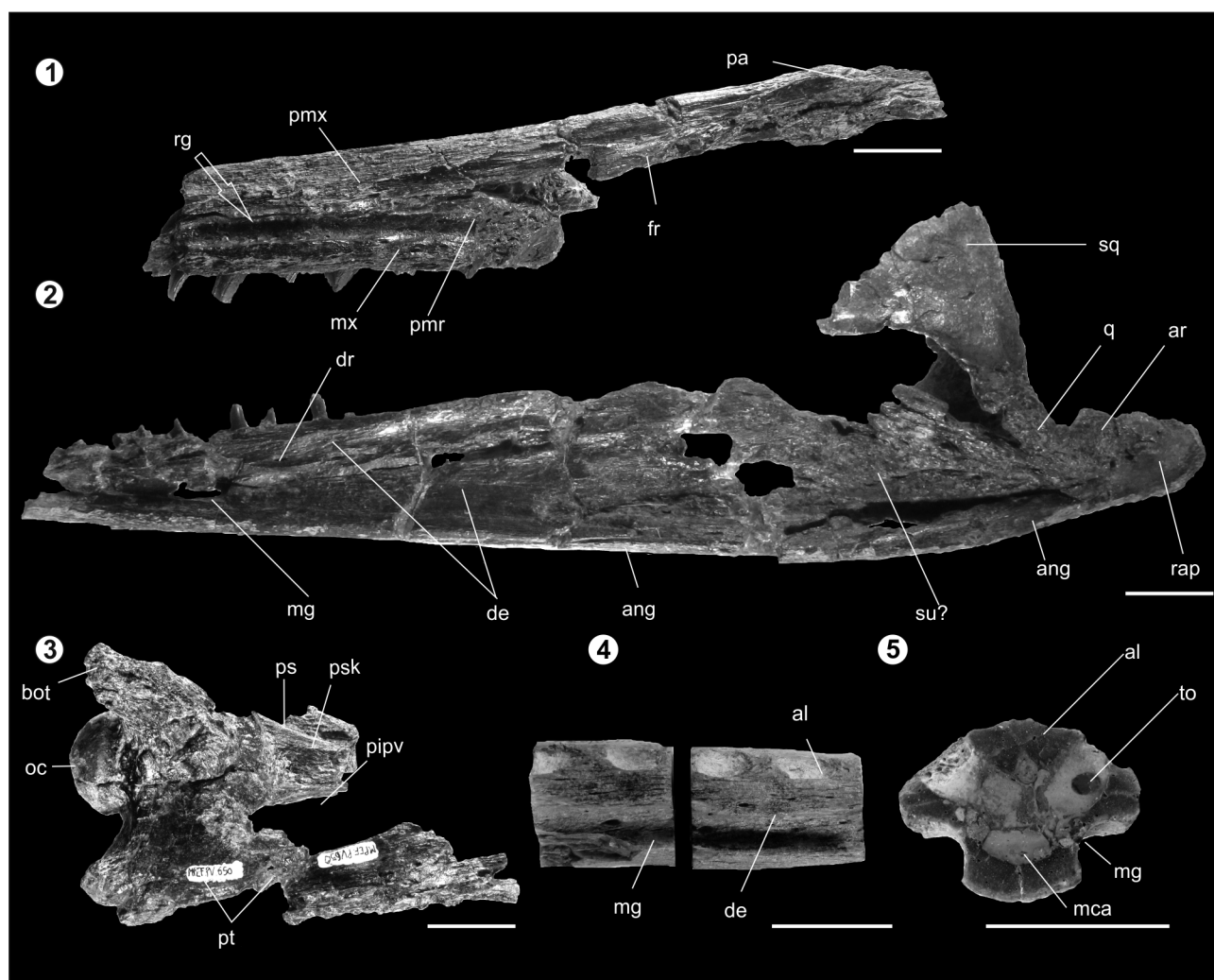
**Geographic and stratigraphic occurrence.** Cerro Bosta (43° 00' 21" S; 67° 37' 13" W), northeastern Chubut Province, Argentina (Fig. 1); middle levels of La Colonia Formation, upper Campanian–lower Maastrichtian (Page *et al.*, 1999).

**Remarks.** *Sulcusuchus erraini* was originally described as a dyrosaurid crocodyliiform by Gasparini and Spalletti (1990) based on the holotype. Later, the referred specimen of *S. erraini* was assigned to a typical long-rostrum polycotylid (Gasparini and de la Fuente, 2000; O'Gorman and Gasparini, 2013).

The most striking features of *Sulcusuchus erraini* is the presence of deep rostral and mandibular grooves. The texture of the inner surface of these grooves differs from the outer surface, indicating the presence of some special soft tissue housed inside them. O'Gorman and Gasparini (2013) discussed the possible nature of the soft tissue inside the grooves, concluding that the presence of glands or sensory organs was the most probable alternative. New better preserved specimens would allow to improve the knowledge about these distinctive structures. *Sulcusuchus erraini* is recorded in two localities (Fig. 1) of the south and north part of the Somún Curá Masif, which show similar faunas; this is also supported by the similar "small sized elasmosaurids" collected in both areas.

Polycotylidae indet.





**Figure 2.** *Sulcusus erraini*. 1–3, MPEF-PV 650; 1, rostrum and skull roof in left lateral view; 2, left mandibular ramus, quadrate and squamosal in lateral view; 3, basicranium and posterior part of palate associated in ventral view. 4–5, MLP 88-IV-10-1 (holotype); mandibular symphysis in 4, right lateral view and 5, cross-sections in posterior view. Scale bars= 20 mm.

**Material.** MML PV 43, partial postcranial skeleton (Salgado *et al.*, 2007a: figs. 3–4).

**Geographic and stratigraphic occurrence.** Loma Puntuda, Río Negro Province, northern Patagonia. Middle Member? of the Allen Formation. Upper Campanian–lower Maastrichtian.

**Remarks.** MML PV 43 has not enough diagnostic features to allow its identification beyond a familial assignment. However, the presence of spoon-like neural spines has been mentioned as a possible diagnostic feature (O’Gorman, 2013). It is probable that this specimen belongs to *S. erraini* due to its occurrence in levels of the same age and nearby locality, but anatomical evidence is currently unavailable.

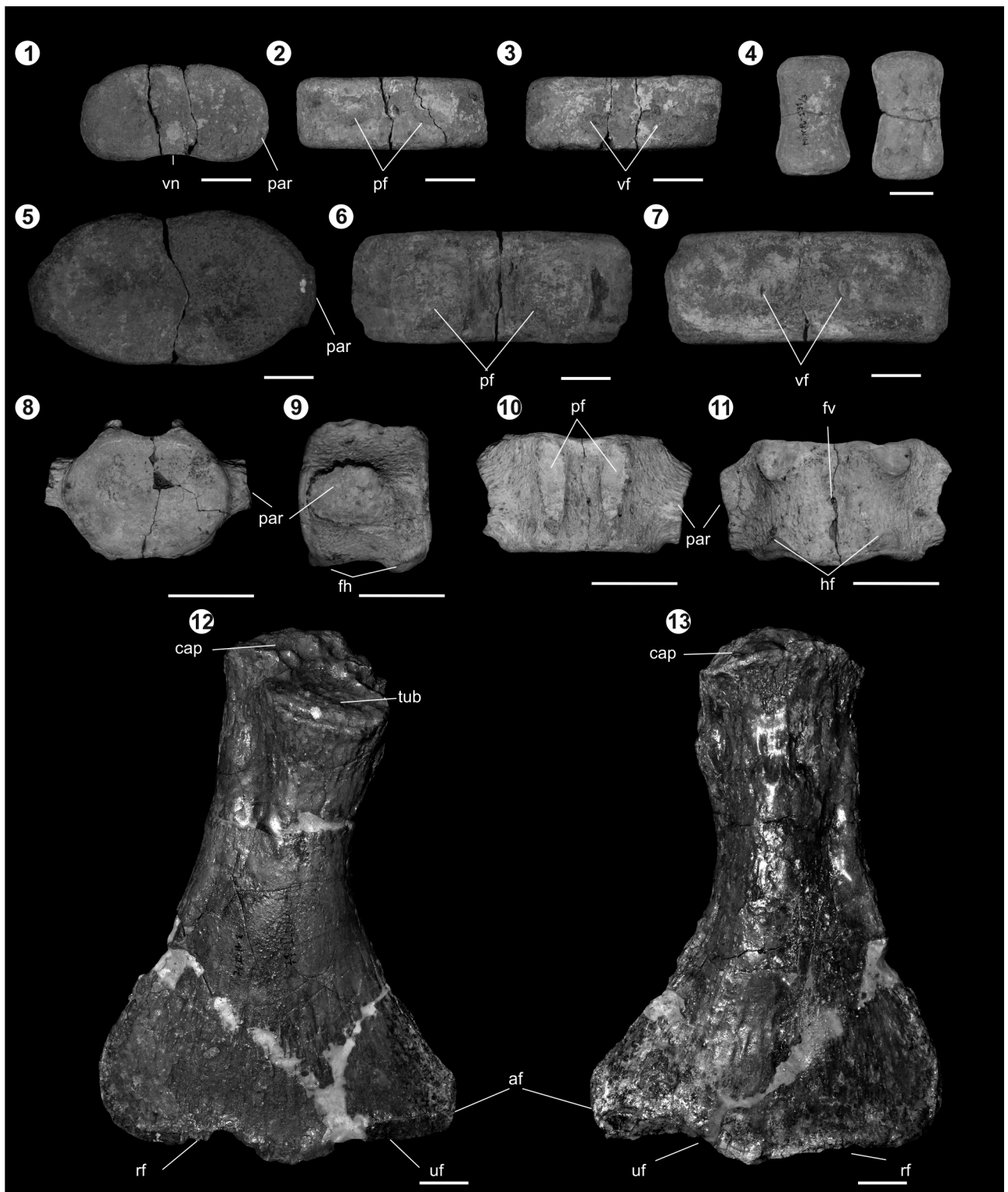
Family ELASMOSAURIDAE Cope, 1869  
Subfamily ARISTONECTINAE O’Keefe and Street, 2009  
(*sensu* Otero *et al.*, 2012)

**Aristonectinae** indet.

Figure 3.1–7

**Material.** MUCPv 131, four cervical vertebrae, two dorsal vertebrae, a fragment of scapula?, a tarsal or carpal element and four phalanges (Fig. 3.1–7).

**Geographic and stratigraphic occurrence.** Contralmirante Cordero (38° 46’ 42” S; 68° 04’ 85” W), Río Negro Province,



**Figure 3.** 1–7, *Aristonectinae* indet., MUCPv 131; 1–3, anterior cervical vertebra in 1, anterior, 2, dorsal, and 3, ventral views; 4, phalanges; 5–7, posterior cervical centrum in 5, anterior, 6, dorsal, and 7, ventral views. 8–11, *Elasmosauridae* indet., MUCPv 92, caudal vertebrae in 8, anterior, 9 right lateral, 10, dorsal, and 11, ventral views. 12–13, *Elasmosauridae* indet. MLP 71-II-13-1, left humerus in 12, dorsal and 13, ventral views. Scale bars= 20 mm.

Argentina. Middle Member of the Allen Formation, upper Campanian–lower Maastrichtian (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000).

**Remarks.** Gasparini *et al.* (2003a) referred MUCPv 131 to *Tuarangisaurus*, based on the similarities with MML PV 5, the holotype of *Tuarangisaurus? cabazai* Gasparini, Salgado and Casadío, 2003a from the upper Maastrichtian Jagüel Formation. More recently, Gasparini *et al.* (2007) referred both specimens MUCPv 131 and MML PV 5 to Plesiosauroidea indet. questioning the diagnostic value of the feature used to referred MML PV 5 to *Tuarangisaurus*. O’Gorman *et al.* (2013a) discussed the diagnostic value of the proportion of the cervical centra of juvenile specimens, and referred MML PV 131 to *Aristonectes cf. parvidens*. Lately, the discovery of *Aristonectes quiriquinensis* Otero *et al.*, 2014 and the presence of the same kind of cervical centra (with extremely broad cervical centra) in the Upper Cretaceous of New Zealand (O’Gorman Pers. Obs.) allowed to propose that these special proportions are diagnostic features only at subfamily level (O’Gorman *et al.*, 2014).

#### Elasmosauridae indet.

Figure 3.8–13

**Referred material.** MLP 71-II-13-1, six cervical vertebrae, three dorsal vertebrae, three sacral vertebrae, nine caudal vertebrae, left humerus, femur and an ilium, an element of the carpus or tarsus, a rib and a phalanx (Fig. 3.12–13). MCS PV 4, 15 cervical vertebrae, three pectorals vertebrae, 15 dorsals, three caudals, one right scapula, proximal part of right coracoid, two pubes, two ischia, distal end of a femur with both epipodial elements articulated, phalanges and gastroliths. MUCPv 92, two cervical vertebrae, three dorsals vertebrae, one sacral vertebra, eight caudals vertebrae, fragments of pectoral? girdle, ribs, phalanges, femur, two epipodial elements (Fig. 3.8–11). MPEF-PV 10601, five cervical, five dorsal, three caudal vertebrae, indeterminate vertebral fragments and ribs. MPEF-PV 10602, three cervical vertebrae, one caudal vertebra and indeterminate fragments of vertebrae, ribs and gastroliths. MPEF-PV 10603, three cervical, one dorsal, and three caudal vertebrae, indeterminate vertebral fragments and ribs.

**Geographic and stratigraphic occurrence.** MLP 71-II-13-1,

MCS PV 4, MUCPv 92, Northeast of Lago Pellegrini, Río Negro Province (Fig. 1). Bentonites of the Middle Member of the Allen Formation. Upper Campanian–lower Maastrichtian (Ballent, 1980; Dingus *et al.*, 2000). MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602, MPEF-PV 10603, North Cerro Bayo locality (42° 57’ S; 67° 33’ W), northeastern Chubut Province, Argentina; lower beds of the second facies association (*sensu* Pascual *et al.*, 2000) of La Colonia Formation.

**Remarks.** The elasmosaurids recorded from the Allen and La Colonia formations seem to belong to a still unnamed species which has been informally called “the small-sized elasmosaurs” from La Colonia and Allen formations by O’Gorman *et al.* (2013c), referring to the distinctive body size.

Specimens MLP 71-II-13-1, MCS PV 4, MUCPv 92, MPEF-PV 10601, MPEF-PV 10602, MPEF-PV 10603 share features that are not present in all elasmosaurids: (1) cervical vertebrae that are not extremely elongated, similar to other elasmosaurids from the non-elongated group *sensu* O’Keefe and Hiller (2006); (2) vertebral centra that are broader than high along the cervical region; and (3) caudal vertebrae with parapophyses that are strongly projected laterally.

Another distinctive feature of these specimens is their small size. It is interesting because specimens MLP 71-II-13-1, MCS PV 4, MUCPv 92, MPEF-PV 10601 and MPEF-PV 10602 are adults *sensu* Brown (1981). Comparison with other elasmosaurids of the same age shows that this species has a distinctively small body size (O’Gorman *et al.*, 2013c).

## DISCUSSION

Summarizing, the plesiosaur association recorded in the marginal marine environments (tidal flats, estuarine) from the upper Campanian–lower Maastrichtian of north Patagonia is composed by one polycotyloid (*Sulcusuchus erraini*), aristonectines and one small body-sized non-aristonectine elasmosaurid. Therefore, two families and three different morphotypes are present in these environments.

Despite the particular environment where these specimens have been collected, it seems to be close relationships with other plesiosaur faunas from the Weddellian Province. The relationships observed among invertebrates (Zins-

meister, 1979) and other marine reptiles (Martin and Fernández, 2007) of the Weddellian Province are also observed among Weddellian plesiosaurs (Gasparini *et al.*, 2003a,b; Otero *et al.*, 2012, 2014).

Aristonectines (*i.e.*, *Aristonectes*, *Kaiwhekea*) are a group of elasmosaurids characterised by short cervical centra, large skulls and high number of teeth. They are probably the most distinctive elasmosaurid group from the Weddellian Province (Gasparini *et al.*, 2003b; Otero *et al.*, 2014) and, therefore, their presence in the upper Campanian–lower Maastrichtian of north Patagonia is expectable. Unfortunately, neither adults nor well-preserved aristonectine specimens have been recovered from the Allen or La Colonia formations; consequently, the generic and specific affinities of the aristonectines that inhabit these environments are unknown.

The non-aristonectine elasmosaurid present in the assemblage is distinguished by its small body size. O’Gorman (2013) estimated a body length of 3.7 m combining measurements from MLP 71-II-13-1, MCS PV 4 and MUCPV 92, all adult specimens. This “small-sized elasmosaurid” has narrow phylogenetic relationships with *Vegasaurus molyi* O’Gorman, Salgado, Olivero and Marensi, 2015, from the lower Maastrichtian levels of the Cape Lamb Member of the Snow Hill Island Formation, Antarctica (O’Gorman *et al.*, 2015).

The only taxon far related to other lineages from the Weddellian Province is *Sulcusuchus erraini*, probably because only few polycotylid specimens are known throughout this province (Welles and Gregg, 1971; Novas *et al.*, 2015).

The most interesting feature of this association is the presence of three morphotypes, one polycotylid (short necked) and two elasmosaurids (long necked) including one aristonectine and one non-aristonectine, sharing a complex marginal marine environment where plesiosaurs are practically the only vertebrates with marine affinities (Martinelli and Forassiepi, 2004; Gasparini *et al.*, 2015). Noticeably missing are mosasaurs, which by the end of the Cretaceous had become diverse and the top marine predators, very common in the Weddellian Province (Fernández and Gasparini, 2012). A similar assemblage, comprising more than one plesiosaur species from an environment different to normal marine, has been reported from the freshwater

early–middle Aptian Eumeralla Formation, Australia (Benson *et al.*, 2013). Therefore the invasion of this kind of environment by several plesiosaur species has been achieved more than once during the Cretaceous.

## ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by projects PIP 0433 (CONICET), UNLP N607 and PICT 2012–0748 (ANPCyT). The author thanks the curators Ruigómez (MPEF), D. Cabaza (MML), and M. Reguero (MLP) for the loan of the material; N. Hiller (Canterbury Museum, New Zealand) for improvement of the English grammar, L. Salgado and A. Otero for comments that improve this contribution, and the editors of this volume, M. Fernández and Y. Herrera, for the invitation to participate.

## REFERENCES

- Albino, A.M. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247–253.
- Andreis, R., Iñiguez Rodríguez, A., Lluch, J., and Sabio, D. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Pcia. de Río Negro, República Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 85–104.
- Ballent, S.C. 1980. Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana* 17: 67–82.
- Barrio, C.A. 1990. Paleogeographic control of Upper Cretaceous Tidal Deposits, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 3: 31–49.
- Benson, R.B., and Druckenmiller, P.S. 2014. Faunal turnover of marine tetrapods during the Jurassic–Cretaceous transition. *Biological Reviews* 89: 1–23.
- Benson, R.B., Fitzgerald, E.M., Rich, T.H., and Vickers-Rich, P. 2013. Large freshwater plesiosaurian from the Cretaceous (Aptian) of Australia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37: 456–461.
- Bonaparte, J.F., Franchi, M.R., Powell, J.E., and Sepúlveda, E.G. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano–Maastrichtiano) del sudeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* n. sp. (Hadrosauridae). Significado paleogeográfico de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 39: 284–299.
- Bonaparte, J.F., Báez, A., Cione, A.L., Andreis, R., de Broin, F., Powell, J.E., and Albino, A. 1987. The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Paleontología* 3: 172–178.
- Brown, D.S. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauroidea. *Bulletin of British Museum of Natural History, (Geology)* 35: 253–347.
- Carpenter, K. 1999. Revision of North American elasmosaurs from the Cretaceous of the Western Interior. *Paludicola* 2: 148–173.
- Cope, E.D. 1869. Synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of North America, Part I. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series* 14: 1–235.



- Coria, R.A., González Riga, B., and Casadío, S. 2012. Un nuevo Hadrosáurido (Dinosauria, Ornithopoda) de la Formación Allen, Provincia de la Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 49: 552–572.
- Cruickshank, A.R.I., and Fordyce, R.E. 2002. A new marine reptile (Sauropterygia) from New Zealand: Further evidence for a Late Cretaceous Austral radiations of cryptoclidid plesiosaur. *Palaeontology* 45: 557–575.
- de Blainville, H.D. 1835. Description de quelques espèces de reptiles de la Californie, précédée de l'analyse d'un système général d'Erpetologie et d'Amphibiologie. *Nouvelles Annales du Muséum (National) d'History Naturelle, Paris* 4: 233–296.
- De la Fuente, M.S., Lapparent de Broin, F., and Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237–244.
- Dingus, L., Clarke, J., Scott, G.R., Swisher, C., Chiappe, L.M., and Coria, R.A. 2000. Stratigraphy and magnetostratigraphic faunal constraints for the age of sauropod embryo-bearing rocks in the Neuquén Group (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *American Museum Novitates* 3290: 1–11.
- Fernández, M.S., and Gasparini, Z. 2012. Campanian and Maastrichtian mosasaurs from Antarctic Peninsula and Patagonia, Argentina. *Bulletin de la Société Géologique de France* 183: 93–102.
- Gandolfo, M.A., and Cúneo, R.N. 2005. Fossil Nelumbonaceae from the La Colonia Formation (Campanian-Maastrichtian, Upper Cretaceous), Chubut, Patagonia, Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology* 133: 169–178.
- Gasparini, Z., and Spalletti, L.A. 1990. Un nuevo cocodrilo en los depósitos mareales maastrichtianos de la Patagonia noroccidental. *Ameghiniana* 27: 141–150.
- Gasparini, Z., and Salgado, L. 2000. Elasmosáuridos (Plesiosauria) del Cretácico Tardío del norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13–21.
- Gasparini, Z., and de la Fuente, M. 2000. Tortugas y plesiosaurios de la Formación La Colonia (Cretácico superior) de Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 15: 23–35.
- Gasparini, Z., Salgado, L., and Casadío, S. 2003a. Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157–170.
- Gasparini, Z., Bardet, N., Martin, J.E., and Fernández, M. 2003b. The elasmosaurid plesiosaur *Aristonectes* Cabrera from the Latest Cretaceous of South America and Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 104–115.
- Gasparini, Z., Salgado, L., and Parras, A. 2007. Late Cretaceous plesiosaurs from Northern Patagonia, Argentina. *Geological Journal* 42: 185–202.
- Gasparini, Z., Sterli, J., Parras, A., O'Gorman, J.P., Salgado, L., Varela, J., and Pol, D. 2015. Late Cretaceous reptilian biota of the La Colonia Formation, central Patagonia, Argentina: Occurrences, preservation and paleoenvironments. *Cretaceous Research* 54: 154–168.
- Getino, P.R. 1995. Estratigrafía del sector suroccidental de la meseta Colitoro, provincia de Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50: 243–256.
- Hiller, N., Mannering, A.A., Jones, C.M., and Cruickshank, A.R. 2005. The nature of *Mauisaurus haasti* Hector, 1874 (Reptilia: Plesiosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 25: 588–601.
- Ketchum, H.F., and Benson, R.J.B. 2010. Global interrelationships of Plesiosauria (Reptilia, Sauropterygia) and the pivotal role of taxon sampling in determining the outcome of phylogenetic analyses. *Biological Reviews* 85: 361–392.
- Martinelli, A.G., and Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257–305.
- Martin, J.E., and Fernández, M. 2007. The synonymy of the Late Cretaceous mosasaur (Squamata) genus *Lakumasaurus* from Antarctica with *Taniwhasaurus* from New Zealand and its bearing upon faunal similarity within the Weddellian Province. *Geological Journal* 42: 203–211.
- Novas, F.E., Pol, D., Canale, J.I., Porfiri, J.D., and Calvo, J.O. 2009. A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1101–1107.
- Novas, F.E., D'Angelo, J.S., O'Gorman, J.P., Agnolín, F.L., Lirio, J.M., and Isasi, M.P. 2015. First record of Polycotylidae (Sauropterygia, Plesiosauria) from the Upper Cretaceous of Antarctica. *Cretaceous Research* 56: 563–568.
- O'Gorman, J.P. 2013. [*Plesiosauros del Cretácico Superior de Patagonia y Península Antártica*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 527 p. Unpublished].
- O'Gorman, J.P., and Gasparini, Z. 2013. Revision of *Sulcusuchus erraini* (Sauropterygia, Polycotylidae) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37: 163–176.
- O'Gorman, J.P., Salgado, L., and Gasparini, Z. 2011. Plesiosauros de la Formación Allen (Campaniano–Maastrichtiano) en el área del Salitral de Santa Rosa (Provincia de Río Negro, Argentina). *Ameghiniana* 48: 129–135.
- O'Gorman, J.P., Gasparini, Z., and Salgado, L. 2013a. Postcranial morphology of *Aristonectes* Cabrera, 1941 (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia and Antarctica. *Antarctic Science* 25: 71–82.
- O'Gorman, J.P., Salgado, L., Cerda, I.A., and Gasparini, Z. 2013b. First record of gastroliths associated with elasmosaur remains from La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Chubut, Patagonia Argentina, with comments on the probable depositional palaeoenvironment of the source of the gastroliths. *Cretaceous Research* 40: 212–217.
- O'Gorman, J.P., Salgado, L., Varela, J., and Parras, A. 2013c. Elasmosaurs (Sauropterygia, Plesiosauria) from La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37: 259–267.
- O'Gorman, J.P., Gasparini, Z., and Salgado, L. 2014. Reappraisal of *Tuarangisaurus? cabazai* (Elasmosauridae, Plesiosauria) from the upper Maastrichtian of northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 4: 39–47.
- O'Gorman, J.P., Salgado, L., Olivero, E., and Marensi, S. 2015. *Vegasaurus molyi* gen. et sp. nov. (Plesiosauria, Elasmosauridae) from the Cape Lamb Member (lower Maastrichtian) of the Snow Hill Island Formation, Vega Island, Antarctica, and remarks on

- Wedellian Elasmosauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35. DOI: 10.1080/02724634.2014.931285.
- O'Keefe, F.R. 2001. A cladistic analysis and taxonomic revision of the Plesiosauria (Reptilia: Sauropterygia). *Acta Zoologica Fennica* 213: 1–63.
- O'Keefe, F.R., and Hiller, N. 2006. Morphologic and ontogenetic patterns in elasmosaur neck length, with comments on the taxonomic utility of neck length variables. *Paludicola* 5: 206–229.
- O'Keefe, F.R., and Street, H.P. 2009. Osteology of the cryptocleidoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis*, with comments on the taxonomical status of the Cimoliasauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 48–57.
- Otero, R.A., Soto-Acuña, S., and Rubilar-Rogers, D. 2012. A postcranial skeleton of an elasmosaurid plesiosaur from the Maastrichtian of central Chile, with comments on the affinities of Late Cretaceous plesiosauroids from the Weddellian Biogeographic Province. *Cretaceous Research* 37: 89–99.
- Otero, R.A., Soto-Acuña, S., O'Keefe, F.R., O'Gorman, J.P., Stinnesbeck, W., Suárez, M.E., Rubilar-Rogers, D., Salazar, C., and Quinzio-Sinn, L.A. 2014. *Aristonectes quiriquinensis*, sp. nov., a new highly derived elasmosaurid from the upper Maastrichtian of central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 100–125.
- Owen, R. 1860. On the orders of fossil and recent Reptilia, and their distribution in time. *Reports of the British Association for the Advancement of Science* 29: 153–166.
- Page, R., Ardolino, A., de Barrio, R.E., Franchi, M., Lizuain, A., Page, S., and Silva Nieto, D. 1999. Estratigrafía del Jurásico y Cretácico del Macizo de Somún Curá, provincias de Río Negro y Chubut. In: R. Caminos (Ed.), *Geología Argentina*. Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires, p. 460–488.
- Pascual, R., González, P., Ardolino, A., and Puerta, P.F. 2000. A highly derived docodont from the Patagonian Late Cretaceous: evolutionary implications for Gondwanan mammals. *Geodiversitas* 22: 395–414.
- Rougier, G.W., Forasiepi, A.M., Hill, R.V., and Novacek, M. 2009. New mammalian remains from the Late Cretaceous La Colonia Formation, Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 54: 195–212.
- Salgado, L., Parras, A., and Gasparini, Z. 2007a. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotyliidae) del Cretácico superior del norte de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 349–358.
- Salgado, L., Coria, R.A., Magalhães Ribeiro, C.M., Garrido, A., Rogers, R., Simón, M.E., Arcucci, A.B., Curry Rogers, K., Paulina Carabajal, A., Apesteguía, S., Fernández, M., García, R.A., and Talevi, M. 2007b. Upper Cretaceous dinosaur nesting sites of Río Negro (Salitral Ojo de Agua and Salinas de Trapalcó-Salitral de Santa Rosa), Northern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28: 392–404.
- Sterli, J., and de la Fuente, M.S. 2011. A new turtle from the La Colonia Formation (Campanian–Maastrichtian), Patagonia, Argentina, with remarks on the evolution of the vertebral column in turtles. *Palaeontology* 54: 63–78.
- Welles, S.P. 1943. Elasmosaurid plesiosaurs with description of new material from California and Colorado. *Memoirs of the University of California* 13: 125–234.
- Welles, S., and Gregg, D.R. 1971. Late Cretaceous marine reptiles of New Zealand. *Records of the Canterbury Museum* 9: 1–111.
- Zinsmeister, B. 1979. Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. In: J. Gray, and A. Boucot (Eds.), *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment*. Proceedings of the 37<sup>th</sup> Annual Biological Colloquium and Selected Paper Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, p. 349–355.

**Recibido:** 13 de mayo de 2015

**Aceptado:** 4 de agosto de 2015

# MICROESTRUCTURA ÓSEA Y SUMINISTRO SANGUÍNEO DE UNA VÉRTEBRA CAUDAL DE UN ELASMOSÁURIDO (PLESIOSAURIA, ELASMOSAURIDAE) DEL MAASTRICHTIENSE (CRETÁCICO TARDÍO) DE LA ANTÁRTIDA

MARIANELLA TALEVI

CONICET - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología Universidad Nacional de Río Negro, Av. Roca 1242, R8332EXZ General Roca, Río Negro, Argentina.  
mtalevi@unrn.edu.ar

**Resumen.** Los plesiosaurios son reptiles reconocidos como un clado derivado de eosauropterigios, cuyo biocrón se extiende desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío. Su registro fósil los ubica en sedimentos marinos de todos los continentes incluyendo la Antártida. En este grupo, el grado de compactación y la organización del tejido óseo han sido utilizados para determinar estadios ontogenéticos relativos según los cuales un patrón típicamente denso (paquiestiótico) indicaría un estadio juvenil y un patrón de tejido liviano (osteoporótico) indicaría un estadio adulto. En esta contribución se analizan diferentes secciones transversales realizadas a un cuerpo vertebral caudal perteneciente a un plesiosaurio recuperado de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiense inferior), Isla Vega, Antártida, con el objetivo de examinar como varía el grado de compactación y de remodelación. Los resultados muestran que las características externas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) e internas (tejido ampliamente remodelado) son consistentes y sugieren que el elemento analizado presenta características adultas. El elemento analizado muestra una estructura interna compacta y esto indicaría que, contrariamente a lo supuesto previamente, el grado de compactación de un hueso no sería un buen indicador del estadio madurativo de un individuo, al menos en plesiosaurios. El cuerpo vertebral presenta un gran foramen nutricio en su región ventral que se continúa en el interior del cuerpo vertebral con un gran canal conectado con senos sanguíneos, que permiten inferir un flujo conspicuo dentro del cuerpo vertebral.

**Palabras clave.** Histología ósea. Foramen nutricio. Cuerpo vertebral. Plesiosaurio.

**Abstract.** BONE MICROSTRUCTURE AND BLOOD SUPPLY OF A CAUDAL VERTEBRA OF AN ELASMOSAURID (PLESIOSAURIA, ELASMOSAURIDAE) FROM THE MAASTRICHTIAN (LATE CRETACEOUS) OF ANTARCTICA. Plesiosaurs were reptiles recognized as a derivative from eosauropterygians clade, whose biochron extends from the Late Triassic to the Late Cretaceous. Plesiosaurs are recorded in marine sediments from all continents, including Antarctica. Within this group, the degree of compaction and organization of bone tissue are characters that have been used to determine ontogenetic stages from which it differs a typical juvenile pattern (dense tissue=paquiestiototic), adult pattern (light=osteoporotic tissue). In this contribution, different cross sections were made to caudal vertebrae from a plesiosaur recovered from the Snow Hill Island Formation (Lower Maastrichtian), Vega Island, Antarctica, with the aim of analyzing how the degree of compaction and remodeling varies. The results show that the external (fusion of the neural arch to the vertebral body) and the internal ones (extensively remodelled tissue) are consistent, and suggest that the analyzed element has adult characteristics. The element analyzed shows a compact internal structure and this suggest that (contrary to what previous course) the degree of compaction of a bone would not be a good indicator of the maturation stage of the individual at least in plesiosaurs. There is a variation of bone tissues within the vertebral body. The caudal vertebrae has a large nutrient foramen in the ventral region that continues inside the vertebral body with a large channel connected with sinus that allows us to infer a conspicuous blood supply inside the vertebral body.

**Key words.** Bone histology. Nutrient foramen. Vertebral body. Plesiosaur.

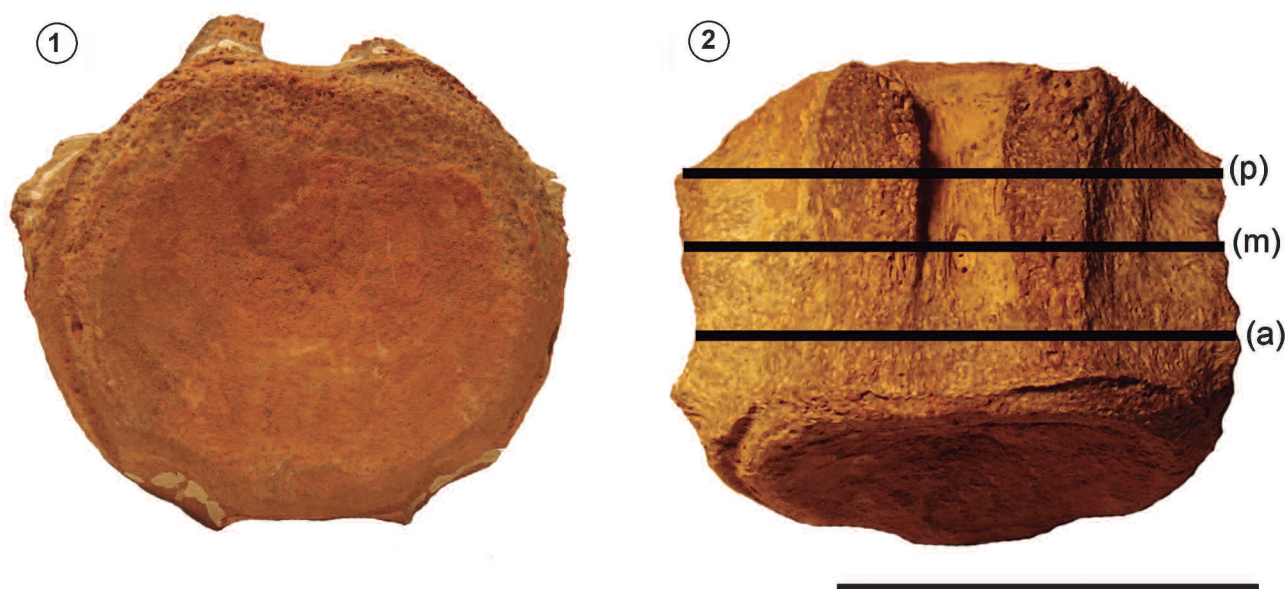
Los plesiosaurios fueron reptiles reconocidos como un clado derivado de eosauropterigios, cuyo biocrón se extiende desde el Triásico Tardío hasta el Cretácico Tardío (Rieppel, 2000; Sennikov y Arkhangelsky, 2010). Su registro fósil los ubica en sedimentos marinos de todos los continentes, in-

cluyendo Antártida (e.g., Gasparini y Goñi, 1985; Gasparini *et al.*, 2003). Los cambios en la morfología macroesqueletaria que acompañaron la adaptación a la vida marina de los plesiosaurios han sido objeto de varios estudios (Massare, 1988; O'Keefe, 2001, 2002; O'Keefe y Carrano, 2005). Uno

de los criterios más ampliamente utilizado para determinar la edad relativa en plesiosaurios es el grado de fusión de los arcos neurales al centro vertebral (Brown, 1981). Otro criterio empleado como indicador de estadios ontogenéticos es la microestructura ósea. Sobre la propuesta original de Wiffen *et al.* (1995), tradicionalmente se ha sugerido que el grado de compactación de los huesos variaba a lo largo de la ontogenia de los plesiosaurios, diferenciando un patrón típicamente juvenil, caracterizado por una compactación de la estructura interna y un incremento de la masa ósea (tejido denso=paquiosstótico *sensu* Houssaye, 2009, 2013), de un patrón adulto muy esponjoso y remodelado (tejido liviano=osteoporótico) (*e.g.*, Cruickshank *et al.*, 1996; Gasparini y Salgado, 2000; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001; Salgado *et al.*, 2007). A su vez, estos cambios a través de la ontogenia, también han sido correlacionados con distintas estrategias de vida: mientras que los individuos juveniles con esqueletos pesados y compactos han sido asumidos como nadadores poco veloces, con poca maniobrabilidad y habitantes de ambientes más someros (costeros), los adultos han sido interpretados como nadadores más veloces y habitantes de ambientes pelágicos (Wiffen *et al.*, 1995). No obstante, trabajos posteriores sugirieron que el grado de compactación no sería un buen indicador de la edad relativa del individuo (Street y O'Keefe, 2010; Liebe y Hurum, 2012; Talevi y Fernández, 2015). Otro factor a tener

en cuenta es que el conocimiento que se tiene sobre la secuencia en que se remodelan los distintos elementos del esqueleto es prácticamente inexistente. Este hecho es altamente significativo dado que puede llevar a interpretaciones erróneas en cuanto a la determinación de los estadios ontogénicos de los ejemplares. En este contexto, Talevi y Fernández (2015) analizaron diferentes elementos óseos de un plesiosaurio proveniente de Patagonia, encontrando histovariabilidad entre diferentes elementos de un mismo esqueleto y dentro de un mismo elemento.

Un aspecto interesante con respecto al tejido óseo de los plesiosaurios es la presunta ausencia de necrosis avascular en la columna vertebral. Esta paleopatología ha sido vinculada con presumibles hábitos de buceo en vertebrados marinos (Rothschild y Storrs, 2003). La necrosis avascular es la muerte del tejido óseo que puede deberse al síndrome de descompresión. Este síndrome se manifiesta en humanos y en otros vertebrados luego de profundas, repetitivas y prolongadas inmersiones seguidas de una mala descompresión por cambios abruptos en la profundidad (Rothschild, 1982; Rothschild y Storrs, 2003). Rothschild y Storrs (2003), sobre la base de los grandes forámenes nutricios, han propuesto que en plesiosaurios una anastomosis vascular interna en los centros vertebrales fue funcionalmente adaptativa. Esta anastomosis vascular habría evitado este tipo de trauma, ya que estos elementos no son propensos a



**Figura 1.** Aspecto general del cuerpo vertebral caudal. 1, vista anterior; 2, vista dorsal con los planos de las secciones transversales. Abreviaturas: a, anterior; m, medio; p, posterior. Escala= 5 cm.



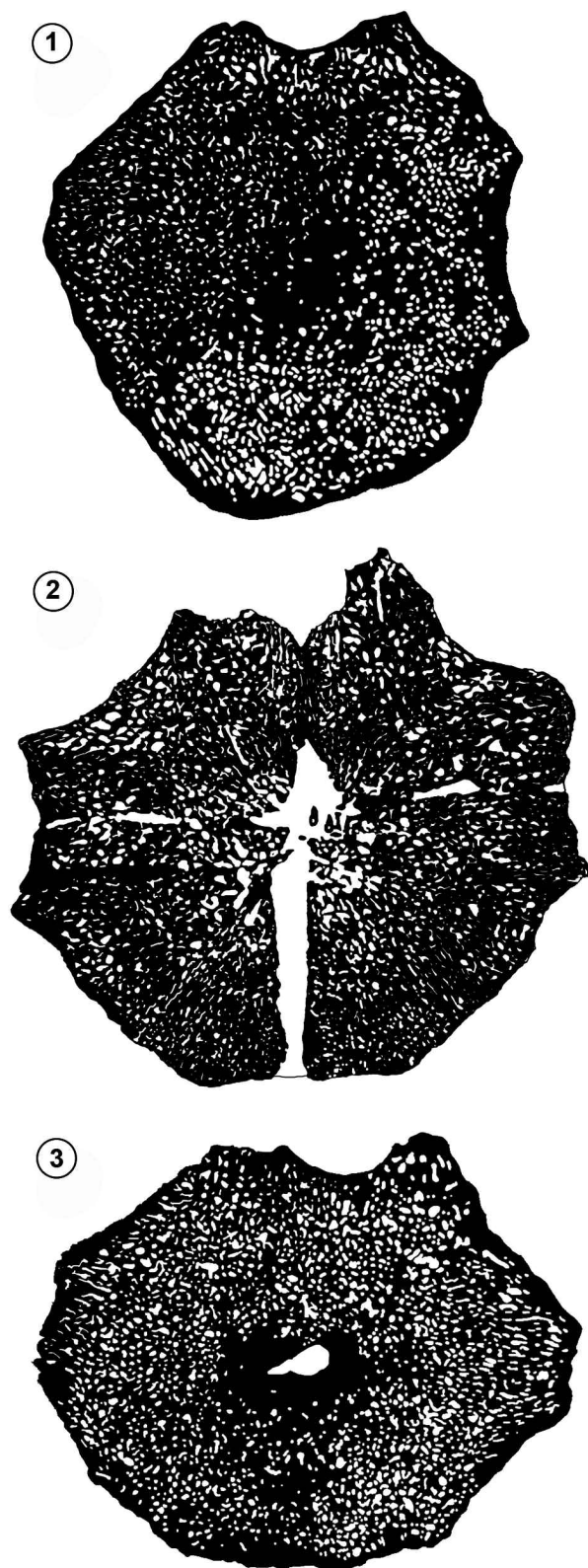


Figura 2. Vista general y microanatomía de las secciones transversales. 1, sección anterior, IC 83%; 2, sección media, IC 78%; 3, sección posterior IC, 78.36%. IC, índice de compactación. Escala= 3 cm.

presentar necrosis avascular.

En esta contribución se analizan diferentes secciones transversales realizadas en un mismo elemento perteneciente a un plesiosaurio recuperado de Antártida, con el objetivo de analizar como varía el grado de compactación y de remodelación en un mismo elemento, así como analizar la estructura interna de los centros vertebrales y del sistema vascular interno.

**Abreviaturas institucionales.** MLP, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MLP-Ph, colección de paleohistología del Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; MUC Pv, colección de Paleontología de Vertebrados del Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Para analizar los patrones microestructurales dentro de un mismo elemento se seleccionó un cuerpo vertebral caudal de un espécimen de plesiosaurio elasmosaurido (MLP S/N°), que conserva la base del pedicelo del arco neural fusionado al cuerpo. El material procede del Miembro Cape Lamb de la Formación Snow Hill Island (Maastrichtiense inferior), Isla Vega, Antártida. Se hicieron secciones transversales a nivel anterior, posterior y parte media del cuerpo vertebral (Fig. 1). El análisis de los cortes incluyó una detallada descripción de los tejidos así como el cálculo del índice de compactación (expresado como el porcentaje ocupado realmente por tejido óseo en un área determinada). Las imágenes obtenidas fueron procesadas mediante el programa ImageJ (Rasband, 2003).

## RESULTADOS

### Índice de compactación

A nivel macroscópico en las tres secciones analizadas se observa tejido esponjoso trabecular (Fig. 2). El grado de compactación del cuerpo vertebral es elevado sin que existan diferencias significativas en los valores del índice de compactación (IC) entre las secciones anterior, media y posterior. Así el IC es del 83%, 78 % y 78, 36% en las secciones MLP-Ph 118, 119 y 120 que corresponden a la región anterior (Fig. 2.1), media (Fig. 2.2) y posterior (Fig. 2.3) respectivamente.

### Descripción histológica

El corte transversal MLP-Ph 119 fue realizado a nivel de la parte media del cuerpo vertebral comprendiendo parte del arco neural. El tejido óseo que compone el cuerpo está constituido por tejido esponjoso de origen secundario con abundantes espacios internos (bahías de erosión) delimitados por trabéculas óseas. Dentro de las trabéculas se aprecian numerosas generaciones de tejido lamelar superpuestas entre sí y delimitadas por conspicuas líneas de cemento. Se distinguen numerosas osteonas secundarias (osteonas de Havers) de primera y segunda generación, conectadas con canales de Volkmann (Fig. 3.1–3). Las osteonas secundarias están compuestas por numerosas capas de hueso lamelar, con diversas lagunas de osteocitos de forma alargada y con escaso desarrollo de *canaliculi*. En algunos espacios intersticiales pueden apreciarse restos de hueso primario, con presencia de abundantes fibras colágenas (Fig. 3.4). Esta matriz fibrosa de hueso primario se hace más notoria hacia la región periférica. Embebidos en la matriz fibrosa, en la zona más periférica, se desarrollan osteonas primarias. Se diferencian de las osteonas secundarias por su menor tamaño, un número inferior de lamelas de hueso, y ausencia de línea de cemento (Fig. 3.4). En la región ventral se distingue un amplio canal que penetra hasta la región medular, el mismo se conecta con amplias cavidades conformando un seno. No se observa hueso periosteal ni líneas de crecimiento detenido.

En las secciones transversales correspondientes a las regiones anterior (MLP-Ph 118) y posterior (MPL-Ph 120) del cuerpo vertebral, el grado de remodelación es similar al descrito en la parte media, no obstante cabe destacar que en ninguna de las dos regiones se observan canales y/o cavidades conspicuas excepto por un pequeño remanente de la cavidad central observable en la sección posterior (Fig. 2.3), en su lugar se observa un tejido esponjoso compactado secundariamente (Fig. 3.5). Por último, se distingue en la región cortical de todo el cuerpo vertebral en las secciones anterior y posterior, la presencia de una cantidad significativa de fibras de Sharpey (Fig. 3.6).

De acuerdo con los criterios histológicos el cuerpo vertebral analizado se corresponde con un elemento de carácter adulto.

### DISCUSIÓN

#### *Estadio ontogenético y remodelación ósea*

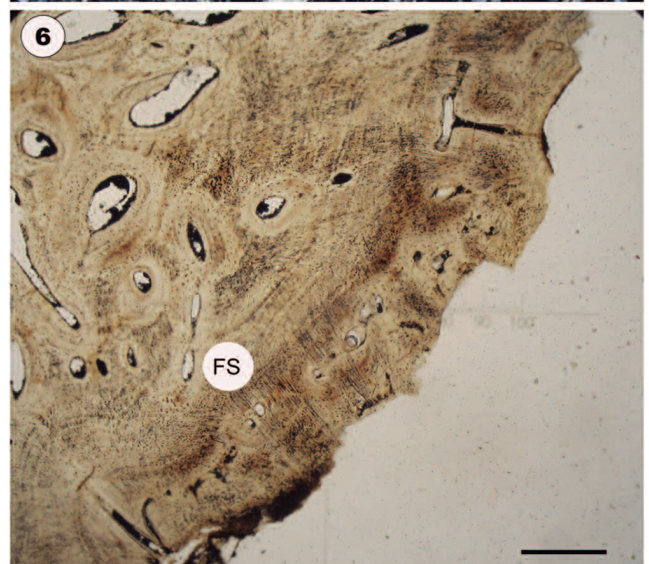
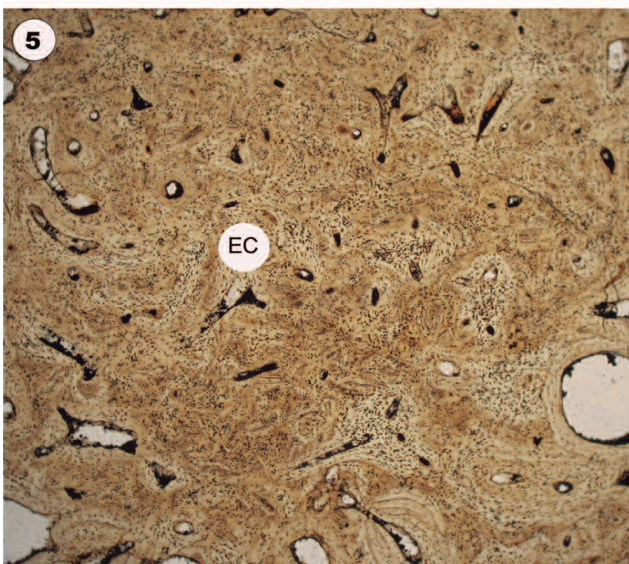
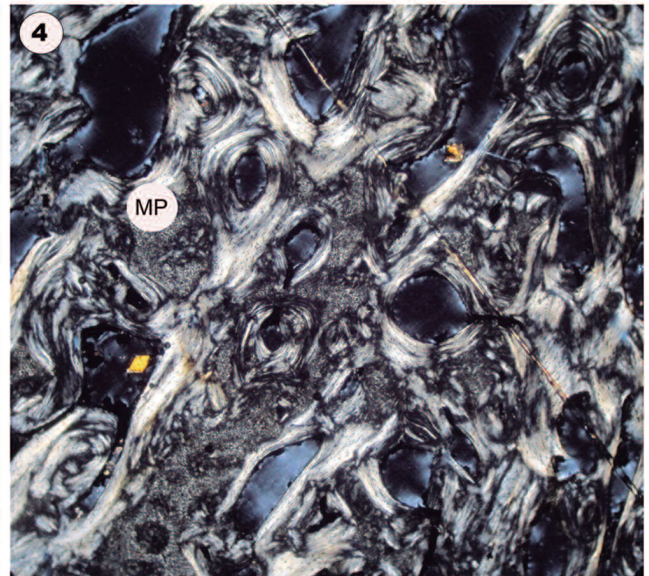
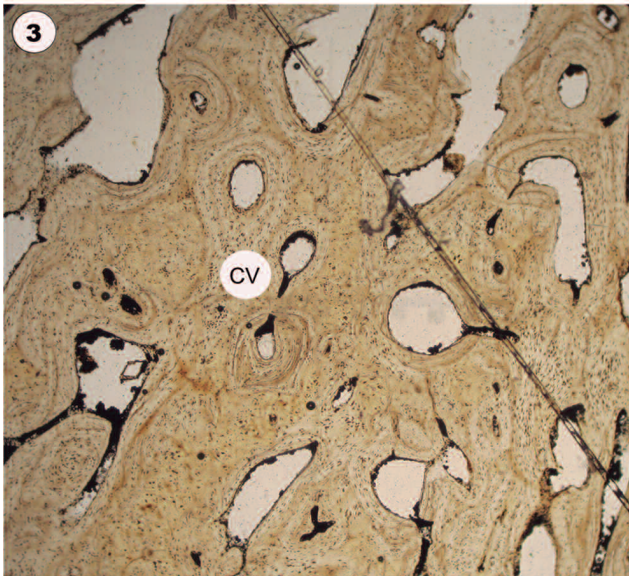
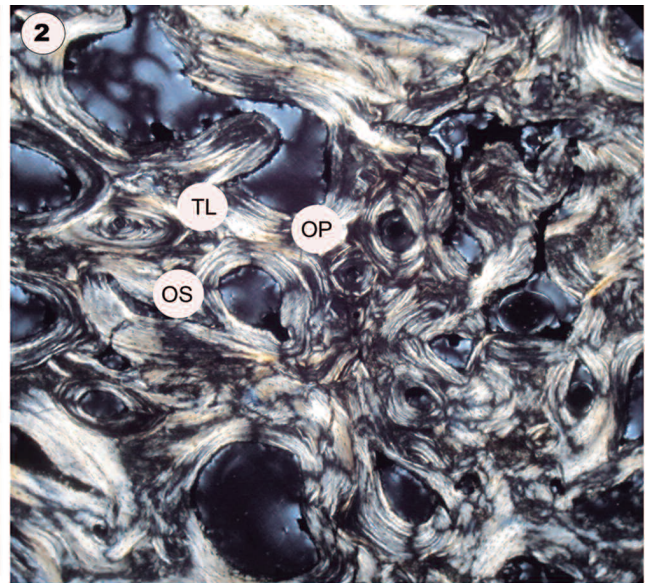
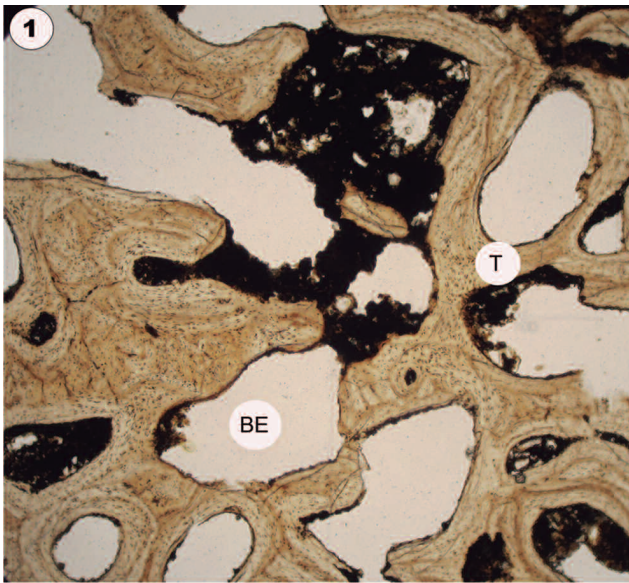
El establecimiento de criterios para la determinación de estadios ontogenéticos, en reptiles marinos, es dificultoso. Uno de los principales inconvenientes radica en el hecho de que la pedomorfosis es muy frecuente entre estos reptiles (Rieppel, 1989; Carroll, 1997; O'Keefe, 2006). En el caso particular de los plesiosaurios, Brown (1981) ha propuesto una serie de criterios anatómicos/osteológicos para la determinación de la edad relativa de los individuos, tales como el grado de fusión del arco neural al centro vertebral. De acuerdo con lo propuesto por este autor, en los individuos adultos, el arco neural se encuentra fusionado al cuerpo vertebral.

A su vez, la microestructura ósea también ha sido propuesta como una herramienta útil para determinar edades relativas. Así, en individuos adultos cabría esperar un mayor grado de remodelación ósea que en estadios juveniles (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Chinsamy-Turan, 2005).

En el caso del ejemplar que aquí se analiza, las características morfológicas externas y las características histológicas internas son consistentes. La fusión del arco neural al cuerpo vertebral y los patrones de remodelación ósea observados sugieren que se trata de un elemento con características adultas. Los restos de tejido primario, observados en la región cortical y algunos espacios intersticiales, así como la ausencia de un sistema fundamental externo (EFS) en el cortex más externo, indicarían que al momento de morir el individuo no había terminado de crecer, por lo que probablemente, correspondería a un individuo adulto, no senil.

Si bien el grado de remodelación es uniforme en las tres secciones analizadas, los tejidos presentan cierta variación. La sección media, presenta un tejido esponjoso remodelado, restos de tejido primario y amplios canales y cavidades internas. En la sección anterior y posterior del cuerpo vertebral, a diferencia de la sección media, se observa la presencia de tejido esponjoso compactado secundariamente a nivel de la región central, y un mayor desarrollo de fibras de Sharpey en la región cortical. Comúnmente las fibras de Sharpey son utilizadas como indicadores histológicos de la inserción de músculos y tejido conectivo (Petermann y Sander, 2013). La disposición de las







fibras indicaría que las áreas de inserción muscular estarían concentradas en la región anterior y posterior de la vértebra.

### Índice de compactación

Talevi y Fernández (2015) analizaron, entre otros parámetros, el grado de compactación entre distintos elementos de un mismo esqueleto de un plesiosaurio elasmosáurido (MUC Ph 92) y en el caso de la cintura pélvica analizaron dos secciones diferentes. Sus resultados demostraron que el índice de compactación varía notoriamente de acuerdo con el hueso analizado, y aun dentro de un mismo elemento. En el caso de la cintura pélvica encontraron que el grado de compactación variaba entre 87,5% a 69,3% dependiendo de la sección analizada. A diferencia de esta situación, las secciones analizadas sugieren que el grado de compactación no varía significativamente a lo largo del cuerpo vertebral, al menos en las vértebras caudales. Tanto la región anterior, media y posterior presentan una compactación similar que varía entre el 78 y 83% evidenciando, en conjunto, un elemento compacto.

Como se ha mencionado anteriormente, se ha propuesto que el grado de compactación puede resultar un buen *proxy* del estadio ontogenético en los plesiosaurios (Wiffen *et al.*, 1995; Fostowicz-Frelik y Gaździcki, 2001).

No obstante, Street y O'Keefe (2010) encuentran un incremento en el tamaño de las gastralias y una distribución particular del tejido compacto (paquiositosis) en un ejemplar adulto de un plesiosaurio criptoclidido, *Tatenectes laramiensis*. Estos autores concluyen que en este caso la estructura ósea es un indicativo del ambiente más que el estadio ontogenético. En el mismo sentido que Street y O'Keefe (2010), Liebe y Hurum (2012) analizaron la estructura interna de huesos del miembro de cuatro plesiosaurios jurásicos y observaron que no todos siguen la trayectoria ontogenética planteada y no logran encontrar una correlación directa entre el estadio ontogenético y el grado de compactación.

Si bien en este trabajo se analiza un solo elemento, los resultados que aquí se presentan indican que, contrariamente a lo propuesto tradicionalmente, se observa un elemento con un alto índice de compactación, pero con características histológicas (alto grado de remodelación) y anatómicas (fusión del arco neural al cuerpo vertebral) adultas.

### Foramen ventral (*foramina subcentralia*)

El tamaño de los vasos sanguíneos es dinámicamente variable en respuesta a los requerimientos del flujo de sangre y presión arterial que corre a través de ellos. Esta sensibilidad regula el crecimiento y la remodelación de las arterias durante el desarrollo. Así, órganos con tasas metabólicas más altas requieren caudales sanguíneos mayores y por lo tanto necesitan vasos sanguíneos más grandes. Esto se logra aumentando la circunferencia de los vasos (Langille, 1996; Seymour *et al.*, 2012). Seymour *et al.* (2012) estudiando el tamaño del foramen nutricio en fémures de mamíferos actuales y reptiles actuales y extintos, encuentran que el tamaño del área, en sección transversal, de estos forámenes está relacionado con los requisitos de flujo sanguíneo que necesitan las células óseas internas, esenciales para la dinámica de remodelación ósea. Estos autores proponen que en los amniotas el tamaño de los forámenes nutricios presentes en huesos largos está relacionado con el flujo sanguíneo. Así tamaños más grandes de forámenes implican un flujo sanguíneo mayor.

Un carácter común en los plesiosaurios es la presencia de grandes forámenes nutricios (*foramina subcentralia*) en la superficie ventral de las vértebras, cuyo número y posición pueden variar (Rothschild y Storrs, 2003). Dado que el diámetro de los forámenes nutricios está correlacionado con el volumen del flujo sanguíneo (Seymour *et al.*, 2012), cabría esperar que el flujo sanguíneo hacia las vértebras de los plesiosaurios fuera importante. En forma coincidente, en la sección transversal a nivel de la parte media del cuerpo

**Figura 3.** Plesiosaurio (MLP S/N°). Secciones del cuerpo vertebral caudal. 1-2, MLP-Ph 119 región medular; 3-4, MLP-Ph 120 región cortical; 5, MLP-Ph 118 región medular; 6, MLP-Ph 120 región cortical. 1, 3, 5 y 6 bajo luz normal; 2, 4 bajo luz polarizada. Abreviaturas: BE, bahías de erosión; CV, canal de Volkman; EC, esponjoso compactado; FS, fibras de Sharpey; MP, matriz primaria; OP, osteón primario; OS, osteón secundario; TL, tejido lamelar. Escala= 500 µm.



vertebral (MLP-Ph 119) del elemento analizado se observa que la presencia del foramen nutricio presente en la superficie ventral se continúa hacia la región interna del cuerpo vertebral a través de un canal. Este canal no disminuye su diámetro y se comunica en la región medular con amplias cavidades que corresponderían a senos sanguíneos (Fig. 2.2). Esto indica que una significativa cantidad de sangre se encontraba dentro de las vértebras de los plesiosaurios.

La presencia de este importante suministro vascular interno en las vértebras de los plesiosaurios ha sido interpretada por Rothschild y Storrs (2003) como una ventaja en estos organismos para no sufrir necrosis avascular. Se ha planteado que los vertebrados marinos con capacidad de buceo son propensos a sufrir del síndrome de descompresión por necrosis avascular Rothschild y Storrs (2003). Rothschild y Storrs (2003) propusieron que este suministro vascular en las vértebras de los plesiosaurios les brindaba una gran provisión de sangre, de manera tal que la oclusión de un vaso no comprometería la nutrición en estos huesos. Por lo tanto, las vértebras de los plesiosaurios no evidencian signos de necrosis avascular. El foramen nutriticio (*foramina subcentralia*) y los senos venosos en las vértebras de plesiosaurios serían relevantes para no ser susceptibles a esta enfermedad, a su vez esto indicaría una mayor adaptación a hábitos de buceo.

## CONCLUSIÓN

Los resultados encontrados en la vértebra caudal muestran que el índice de compactación no varía significativamente dentro del cuerpo vertebral. El grado de compactación arroja valores que, de acuerdo con trabajos tradicionales, corresponderían a un elemento con características juveniles. Las características externas e internas, por el contrario, son consistentes entre sí e indican que el elemento analizado tendría rasgos de adulto no senil. Se sugiere que el índice de compactación, por sí solo, no sería un carácter válido para indicar si un individuo es juvenil o adulto.

Dentro del cuerpo vertebral hay variación de los tejidos desarrollados. Las regiones anterior y posterior del cuerpo presentan un tejido esponjoso compactado secundariamente y mayor cantidad de fibras de Sharpey en la región cortical. La disposición de las fibras indicaría que las áreas

de inserción muscular estarían concentradas en la región anterior y posterior de la vértebra.

El elemento analizado presenta un gran foramen nutricio en su región ventral que se continúa en el interior del cuerpo vertebral con un gran canal conectado con senos. En consistencia con lo propuesto por Rothschild y Storrs (2003), las vértebras de los plesiosaurios tendrían un gran suministro vascular.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por los siguientes proyectos: Agencia de Promoción Científica y Tecnológica PICT 0663/2013; PICT 2012-0748; PICTO 0093/2010; Universidad Nacional de Río Negro PI UNRN 40-A-404. Asimismo la autora agradece a M. Fernández por la lectura de una versión preliminar del manuscrito, a los revisores que ofrecieron sugerencias que han mejorado este trabajo, al Instituto Antártico Argentino por la financiación de la campaña Antártica de verano y a M. Reguero (MLP) por permitir el acceso al material para su estudio.

## REFERENCIAS

- Brown, D.S. 1981. The English Upper Jurassic Plesiosauroidea (Reptilia) and a review of the phylogeny and classification of the Plesiosauroidea. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Geology* 35: 253–347.
- Carroll, R.L. 1997. Mesozoic marine reptiles as models of long-term, large-scale evolutionary phenomena. En: J.M. Callaway y E.L. Nicholls (Eds.), *Ancient Marine Reptiles*. Academic Press, San Diego, p. 467–489.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. *The microstructure of dinosaur bone. Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 224 p.
- Cruickshank, A.R.I., Martill, D.M. y Noé, L.F. 1996. A plesiosaur (Reptilia, Sauropterygia) exhibiting pachyostosis from the Middle Jurassic of England. *Journal of the Geological Society* 153: 873–879.
- Fostowicz-Frelik, L. y Gaździcki, A. 2001. Anatomy and histology of plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Palaeontologia Polonica* 60: 7–32.
- Franchillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F.J., Sire, J.Y., Zylberberg, L. y de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. En: J.G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold, New York, p. 471–530.
- Gasparini, Z. y Goñi, R. 1985. Los plesiosaurios Cretácicos de América del Sur y del continente Antártico. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. Serie Geologia* 27: 55–63.
- Gasparini, Z. y Salgado, L. 2000. Elasmosáuridos (Plesiosauria) del Cretácico tardío del Norte de Patagonia. *Revista Española de Paleontología* 15: 13–21.
- Gasparini, Z., Salgado, L. y Casadío, S. 2003. Maastrichtian plesiosaurs from northern Patagonia. *Cretaceous Research* 24: 157–170.
- Houssaye, A. 2009. "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative Zoology* 4: 325–340.
- Houssaye, A. 2013. Palaeoecological and morphofunctional inter-

- pretation of bone mass increase: an example in Late Cretaceous shallow marine squamates. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 88: 117–139.
- Langille, B.L. 1996. Arterial remodeling: relation to hemodynamics. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology* 74: 834–841.
- Liebe, L. y Hurum, J.H. 2012. Gross internal structure and microstructure of plesiosaur limb bones from the Late Jurassic, central Spitsbergen. *Norwegian Journal of Geology* 92: 285–309.
- Massare, J.A. 1988. Swimming capabilities of Mesozoic marine reptiles: implications for method of predation. *Paleobiology* 14: 187–205.
- O'Keefe, F.R. 2001. Ecomorphology of plesiosaur flipper geometry. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 987–991.
- O'Keefe, F.R. 2002. The evolution of plesiosaur and pliosaur morphotypes in the Plesiosauroidea (Reptilia: Sauropterygia). *Paleobiology* 28: 101–112.
- O'Keefe, F.R. 2006. Neoteny and the plesiomorphic condition of the plesiosaur basicranium. En: M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob y J.R. Wible (Eds.), *Amniote Paleobiology*. University of Chicago Press, Chicago, p. 391–409.
- O'Keefe, F.R. y Carrano, M.T. 2005. Correlated trends in the evolution of the plesiosaur locomotor system. *Paleobiology* 31: 656–675.
- Petermann, H. y Sander, M. 2013. Histological evidence for muscle insertion in extant amniote femora: implications for muscle reconstruction in fossils. *Journal of Anatomy* 222: 419–436.
- Rasband, W. 2003. *Image J. Image Processing and Analysis in Java*. National Institutes of Health, Bethesda, MD. World Wide Web: <http://rsb.info.nih.gov/ij>
- Rieppel, O. 1989. A new pachypleurosaur (Reptilia: Sauropterygia) from the Middle Triassic of Monte San Giorgio, Switzerland. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 323: 1–73.
- Rieppel, O. 2000. Sauropterygia I. *Handbuch der Paläoherpetologie* 12A. Dr. Friedrich Pfeil, München, 134 p.
- Rothschild, B.M. 1982. *Rheumatology: A Primary Care Approach*. Yorke Medical Press, New York, 416 p.
- Rothschild, B.M. y Storrs, W. 2003. Decompression syndrome in plesiosaurs (sauropterygia: reptilia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 324–328.
- Salgado, L., Fernández, M. y Talevi, M. 2007. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico Tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44: 513–523.
- Sennikov, A.G. y Arkhangelsky, M.S. 2010. On a typical Jurassic sauropterygian from the Upper Triassic of Wilczek Land (Franz Josef Land, Arctic Russia). *Paleontological Journal* 44: 567–572.
- Seymour, R.S., Smith, S.L., White, C.R., Henderson, D.M. y Schwarz-Wings, D. 2012. Blood flow to long bones indicates activity metabolism in mammals, reptiles and dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 451–456.
- Street, H.P. y O'Keefe, F.R. 2010. Evidence of pachyostosis in the cryptocleidoid plesiosaur *Tatenectes laramiensis* from the Sundance Formation of Wyoming. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1279–1282.
- Talevi, M. y Fernández, M. 2015. Remodeling bone and structural specializations in a elasmosaurid (Sauropterygia: Plesiosauroidea) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Historical Biology* 27: 60–67.
- Wiffen, J., de Buffrénil, V., de Ricqlès, A. y Mazin, J.M. 1995. Ontogenetic evolution of bone structure in late Cretaceous plesiosaurs from New Zealand. *Geobios* 28: 625–640.

**Recibido:** 1 de junio de 2015

**Aceptado:** 11 de septiembre de 2015



